УДК 582.893

© K. M. Valiejo-Roman, M. G. Pimenov, E. I. Terentieva, S. R. Downie, D. S. Katz-Downie, A. V. Troitsky

MOLECULAR SYSTEMATICS OF THE *UMBELLIFERAE*: USING NUCLEAR RIBOSOMAL DNA INTERNAL TRANSCRIBED SPACER SEQUENCES TO RESOLVE ISSUES OF EVOLUTIONARY RELATIONSHIPS

К. М. ВАЛЬЕХО-РОМАН, М. Г. ПИМЕНОВ, Е. И. ТЕРЕНТЬЕВА, С. Р. ДАУНИ, Д. С. КАЦ-ДАУНИ, А. В. ТРОИЦКИЙ. МОЛЕКУЛЯРНАЯ СИСТЕМАТИКА *UMBELLIFERAE*: ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ВНУТРЕННИХ ТРАНСКРИБИРУЕМЫХ СПЕЙСЕРОВ ЯДЕРНОЙ РИБОСОМНОЙ ДНК ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ

Phylogenetic relationships among 79 species (58 genera) of *Umbelliferae* (*Apiaceae*), representing all three of its subfamilies, and nine species from outgroup families *Araliaceae*, *Pittosporaceae*, *Sambucaceae* and *Rosaceae*, were inferred from nucleotide sequence variation in the two internal transcribed spacer (ITS1 and ITS2) regions of 18S-26S nuclear ribosomal DNA. Relationships inferred using the neighbour-joining method of tree construction differ drastically from those implied in any existing systems of classification for *Umbelliferae*. While our results support the monophyly of *Umbelliferae* subfamilies *Saniculoideae* and *Apioideae* and their sister-group status, subfamily *Hydrocotyloideae* (represented by only the genus *Hydrocotyle*) allies with *Araliaceae* and not with other *Umbelliferae*. Furthermore, with the exceptions of *Apioideae* tribes *Scandiceae*, *Caucalideae*, and *Tordylieae*, all other previously accepted tribes in the subfamily are not monophyletic. Based on these preliminary analyses, it is evident that the taxonomy of *Umbelliferae* requires radical revision.

The stream of modern molecular phylogenetic publications, based on various DNA structure comparisons, changed considerably the traditional landscape of plant systematics formed during 1970—1980's. These investigations, however, were not adopted by modern classifications due to natural inertion in taxonomic synthesis and predominate interpretation of the results as only phylogenetic, but not taxonomic inferring. The groups obtained by phylogenetic molecular analysis are treated as lineages, and their names (for instance, Saxifragoids, Glucosinolade clade etc.) are not considered as valid taxa names. The plurality of the resulting trees, the discordance between their topologies, when produced basing on different gene sequences, the dependence on the methods of data analysis, as well as a quick change of methodic priorities in DNA-systematics did not promote popularity of molecular approach in practical taxonomy, especially outside of North America. Whether these molecular investigations are truly phylogenetic in traditional term meaning, or they are more and more drawing to comparative, similarity-based approach, being the essence of taxonomy — the matter may be the point of discussion. In any case, they have a clear taxonomic value, and as such they are to be taken into consideration in any up-to-date taxonomic classification. Any dendrogramm-like visualisations of taxa relationships, obtained by both phenetic and cladistic methods, from both morphological and molecular data, are to be regarded, alongside with any other possible representations (factor analysis plots, or even text taxonomic hierarchies), as plausible hypotheses.

The alterations are necessary not only in general phylogenetic arrangement of Angiosperm orders and families (Troitsky et al., 1991; Hamby, Zimmer, 1992; Chase et al., 1993; Olmstead, Palmer, 1994; Боброва и др., 1995; Nickent, Soltis, 1995; Soltis et al., 1997, etc.), but even in particular taxonomy of taxa with a more or less stable classification. Obviously, it's no use talking about such critical families as *Compositae* (*Asteraceae*), *Cruciferae* (*Brassicaceae*) and some others. The *Compositae* studies had

clearly demonstrated a considerable impact of correctly interpreted modern DNA information to general systematics and phylogeny of the largest family of flowering plants (Jansen. Palmer. 1987; Jansen et al., 1991; Kim et al., 1992; Baldwin, 1992; Downie, Palmer. 1992; Jeffrey, 1995, etc.)

In contrast to the majority of large angiosperm families of mostly temperate distribution, the *Umbelliferae* have no modern classification. The commonly used O. Drude's (1897—1898) classification is not only a century old, but it relies exclusively upon morphological data. These characters are subject to much homoplasy and, as a consequence, have severely confounded the taxonomy of the group. Despite recent intensive multidisciplinary efforts using a variety of phenotypic taxonomic characters, fundamental disagreements still persist regarding tribal and subtribal designations. As an example of this confusion, we list in Table 1 the 58 genera of *Umbelliferae* considered in this investigation with reference to their classification in the systems by Drude (1897—1898), B. Koso-Poljansky (1916) and M.-T. Cerceau-Larrival (1962). Moreover, some large genera (e. g., *Ligusticum*, *Pleurospermum*, *Pimpinella*, *Angelica*, and especially *Peucedanum* s. ampl.) are rather problematic in terms of their species numbers, taxonomic limits, and monophyly.

This article presents some of the results of a collaborative research project started several years ago between Moscow State University and the University of Illinois at Urbana-Champaign in the United States. We are studying the systematics and phylogeny of both Old and New World *Umbelliferae*, using primarily molecular evidence in conjunction with data from morphology, anatomy and phytochemistry. In this paper, we use variation in nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer (ITS1 and ITS2) sequences in order to address questions of monophyly and evolutionary relationships within *Umbelliferae*. Among the various chloroplast and nuclear DNA regions routinely used in molecular systematic studies, these ITS regions show sufficient variability to resolve relationships at the ranks of family and below (Baldwin et al., 1995). These two spacer regions are flanked by the 18S and 26S ribosomal RNA genes. Between these two spacer regions lies the 5.8S rDNA subunit.

It is of interest to note that the first attempts to use DNA data in inferring taxonomic relationships within *Umbelliferae* began during the late 1970's when DNA—DNA hybridization techniques were employed (Вальехо-Роман и др., 1979, 1982). These experiments showed a good correlation between the taxonomic placement of taxa in a series with a diminishing similarity (based on morphology and reflected in taxonomy of the time) and their degree of overall DNA similarity. For example, the greatest hybridization was observed between DNAs from populations of the same species, and the lowest hybridization occurred between *Eryngium* (subfamily *Saniculoideae*) and any member of subfamily *Apioideae*. When these experiments were expanded to include more representatives of *Apioideae* the results were astonishing in the sense that they did not correspond with any proposed system of classification for the subfamily. These investigations were also interpreted (Antonov et al., 1988) as an indication of non-equivalency of accepted taxa of the same rank (for instance, a genus) in various families (*Iridaceae*, *Compositae*, *Umbelliferae*) and the ambiguity of tribe separation within *Apioideae*. These results prompted us to pursue further molecular systematic investigation in order to more rigorously compare these differences in relationships proposed using molecular and morphological data sets.

Serotaxonomic studies (Шнеер и др., 1991; Shneyer et al., 1992, 1995) also confirmed that the groupings of taxa based on immunochemical reactions of seed storage proteins differed considerably from those groups recognized in Drude's (1897—1898) widespread and frequently cited classification of *Umbelliferae*. These serological studies clearly showed that many of the tribes and subtribes recognized by Drude are not natural. These results were further significant in suggesting that the carpological characters used by Drude and others, recognized previously as being extremely important in delimiting suprageneric groups within the family, may not be adequate to accurately resolve evolutionary relationships.

TABLE 1

Taxonomic position of the genera investigated in the systems of O. Drude, B. Koso-Poljansky, and M.-T. Cerceau-Larrival

Genus	Drude (1897–1898)	Koso-Poljansky (1916)	Cerceau-Larrival (1962)
Aegopodium	*A—Ammineae—Carinae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Carinae* (sub *Carum)*	*Endressioideae—Ammineae*
Aethusa	*A—Ammineae—Seselinae*	*L—Exomestomeae—Aethuseae—Aethusinae*	*Apioideae—Aethuseae*
Anethum	*A—Ammineae—Seselinae*	*L—Exomestomeae—Ligusticeae—Bupleurinae*	—
Angelica	*A—Peucedaneae—Angelicinae*	*L—Gymnomestomeae—Peucedaneae*	*Apioideae—Angeliceae*
Anthriscus	*A—Scandicineae—Scandicinae*	*L—Pachystereomeae—Caucaleae*	*Endressioideae—Scandicineae*
Apium	*A—Ammineae—Carinae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Carinae* (sub *Carum)*	*Apieae—Heteromorpheae*
Arracacia	*A—Smyrnieae*	—	—
Arafoe	—	—	—
Astrantia	*S—Saniculeae*	*L—Cyclocrystalleae—Saniculeae*	*Eryngioideae—Saniculeae*
Bupleurum	*A—Ammineae—Carinae*	*L—Exomestomeae—Ligusticeae—Bupleurinae*	*Bupleuroideae—Bupleureae*
Carlesia	—	—	—
Carum	*A—Ammineae—Carinae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Carinae*	*Endressioideae—Ammineae*
Cenolophium	*A—Ammineae—Seselinae*	*L—Exomestomeae—Aethuseae—Aethusinae*	—
Chaerophyllum	*A—Scandicineae—Scandicinae*	*L—Pachystereomeae—Scandiceae—Scandicinae*	—
Chymsidia	—	*L—Endotaenieae—Crithmeae—Archangelicinae*	—
Coaxana	*A—Ammineae—Seselinae*	—	—
Conium	*A—Smyrnieae*	*L—Endotaenieae—Smyrnieae*	*Apioideae—Conieae*
Coriandrum	*A—Coriandreae*	*L—Pachystereomeae—Scandiceae—Coriandrinae*	*Endressioideae—Coriandreae*
Coulterophytum	*A—Peucedaneae—Angelicinae*	*L—Gymnomestomeae—Peucedaneae*	—
Crithmum	*A—Ammineae—Seselinae*	*L—Endotaenieae—Crithmeae—Crithminae*	*Endressioideae—Endressieae*
Daucus	*A—Dauceae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Daucinae*	*Endressioideae—Dauceae*
Echinophora	*A—Echinophoreae*	*L—Pachystereomeae—Scandiceae—Scandicinae*	*Endressioideae—Echinophoreae*
Enanthiophylla	*A—Peucedaneae—Angelicinae*	—	—
Endressia	*A—Ammineae—Seselinae*	—	*Endressioideae—Endressieae*
Eryngium	*S—Saniculeae*	*L—Cyclocrystalleae—Saniculeae*	*Eryngioideae—Eryngieae*
Falcaria	*A—Ammineae—Carinae*	*L—Pachystereomeae—Scandiceae—Scandicinae*	*Apioideae—Pimpinelleae*
Ferula	*A—Peucedaneae—Ferulinae*	*L—Exomestomeae—Pastinaceae—Pastinacinae*	*Endressioideae—Capnophylleae*
Ferulago	*A—Peucedaneae—Ferulinae*	—	*Apioideae—Pastinaceae*
Hacquetia	*S—Saniculeae*	*L—Cyclocrystalleae—Saniculeae*	*Eryngioideae—Saniculeae*

TABLE 1 (*continuation*)

Genus	Drude (1897—1898)	Koso-Poljansky (1916)	Cerceau-Larrival (1962)
Heracleum	*A—Peucedaneae—Tordyliinae*	*L—Exomestomeae—Pastinaceae—Pastinacinae* (sub *Pastinaca)*	*Apioideae—Heracleae*
Heteromorpha	*A—Ammineae—Carinae*	*L—Exomestomeae—Ligusticeae—Bupleurinae*	*Apioideae—Heteromorpheae*
Hydrocotyle	*H—Hydrocotyleae—Hydrocotylinae*	*Hydrocotyloideae—Centelleae*	*Azorelloideae—Hydrocotyleae*
Imperatoria	*A—Peucedaneae—Ferulinae* (sub *Peucedanum)*	*L—Gymnomestomeae—Peucedaneae* (sub *Angelica)*	—
Komarovia	—	—	—
Laserpitium	*A—Laserpitieae—Thapsiinae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Daucinae*	*Endressioideae—Laserpitieae*
Levisticum	*A—Peucedaneae—Angelicinae*	*L—Gymnomestomeae—Peucedaneae*	*Endressioideae—Capnophylleae*
Lomatium	—	*L—Gymnomestomeae—Peucedaneae*	—
Meum	*A—Ammineae—Seselinae*	*L—Exomestomeae—Ligusticeae—Ligusticinae*	—
Myrrhidendron	*A—Peucedaneae—Ferulinae*	—	—
Myrrhis	*A—Scandicineae—Scandicinae*	*L—Endotaenieae—Crythmeae—Cyithminae*	*Endressioideae—Scandicineae*
Orlaya	*A—Scandicineae—Caucalinae*	*L—Pachystateomeae—Caucaleae*	*Endressioideae—Orlayeae*
Paraligusticum	*A—Ammineae—Seselinae* (sub *Ligusticum)*	—	—
Pastinaca	*A—Peucedaneae—Ferulinae*	*L—Exomestomeae—Pastinaceae—Pastinacinae*	*Apioideae—Pastinaceae*
Peucedanum	*A—Peucedaneae—Ferulinae*	*L—Gymnomestomeae—Peucedaneae*	*Apioideae—Peucedaneae*
Physospermum	*A—Smyrnieae*	*L—Pachystereomeae—Scandiceae—Scandicinae* (sub *Chaerophyllum)*	*Apioideae—Smyrnieae*
Pimpinella	*A—Ammineae—Carinae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Carinae* (sub *Carum)*	*Apioideae—Pimpinelleae*
Prangos	*A—Smyrnieae*	*L—Endotaenieae—Smyrnieae*	—
Prionosciadium	*A—Peucedaneae—Angelicinae*	—	—
Pseudorlaya	—	*L—Pachystereomeae—Caucaleae*	—
Rhodosciadium	*A—Peucedaneae—Angelicinae*	—	—
Sanicula	*S—Saniculeae*	*L—Cyclocrystalleae—Saniculeae*	*Eryngioideae—Saniculeae*
Scandix	*A—Scandicineae—Scandicinae*	*L—Pachystereomeae—Scandiceae—Scandicinae*	*Endressioideae—Scandicineae*
Selinum	*A—Ammineae—Seselinae*	*L—Exomestomeae—Ligusticeae—Ligusticinae*	*Endressioideae—Astydamieae*
Seseli	*A—Ammineae—Seselinae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Carinae*	*Apioideae—Heteromorpheae*
Smyrniopsis	*A—Smyrnieae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Carinae*	—
Smyrnium	*A—Smyrnieae*	*L—Endotaenieae—Smyrnieae*	*Apioideae—Smyrnieae*
Torilis	*A—Scandicineae—Caucalinae*	*L—Pachystereomeae—Caucaleae* (sub *Anthriscus)*	*Endressioideae—Torilineae*
Zizia	*A—Ammineae—Carinae*	*L—Gymnomestomeae—Careae—Carinae*	—

Note. *A — Apioideae*, *H — Hydrocotyloideae*, *L — Ligusticoideae* (Koso-Poljansky, 1916), *S — Saniculoideae* (Drude, 1897—1898).

As part of our continuing investigations into the evolutionary relationships of *Umbelliferae*, we use the results of cladistic analysis of the two ITS regions of nuclear rDNA to address questions pertaining to the monophyly of the family and its three commonly accepted subfamilies, and the relationships, if any, among the major tribes and subtribes recognized within *Apioideae*, the largest subfamily of *Umbelliferae*.

Materials and methods

Ingroup and outgroup taxa. In total, 88 species were included in the analysis. Complete ITS1 and ITS2 sequences were compared for 70 species from *Umbelliferae* subfamily *Apioideae*, 6 species from *Umbelliferae* subfamily *Saniculoideae*, 3 species from *Umbelliferae* subfamily *Hydrocotyloideae*, and 9 species from outgroup families *Araliaceae* (*Aralia*, *Eleutherococcus*, *Hedera*), *Pittosporaceae* (*Pittosporum*), *Sambucaceae* (*Sambucus*) and *Rosaceae* (*Aria*, *Spiraea*, *Sorbus*). Within *Umbelliferae*, 58 genera were considered; their classifications in the treatments by Drude (1897—1898), Koso-Poljansky (1916), and Cerceau-Larrival (1962) are presented in Table 1. Of the 70 species of *Apioideae* examined, 40 were included in a previous phylogenetic analysis of ITS sequence variation (Downie, Katz-Downie, 1996) (GenBank accession numbers U27578, U30314, U27589, U30315 and U30522—U30595). One of these 40 accessions was *Daucus carota* L., and its ITS sequences were obtained from Y. Yokota et al. (1989). ITS data for *Sambucus* and the three species of *Rosaceae* were obtained from GenBank accession numbers U41381, U16205, U16185 and U16204, respectively.

The phylogenetic trees were rooted with *Spiraea*, one of the three species of *Rosaceae* included in our study. GenBank accession numbers for the 44 complete ITS1 and ITS2 sequences reported here for the first time, in addition to their source and voucher inrormation, are presented in Table 2.

The ITS regions for the same four species of *Umbelliferae* were sequenced independently in the laboratories at the University of Illinois and at Moscow State University. These species include *Levisticum officinale*, *Prangos pabularia*, *Smyrniopsis aucheri*, and *Astrantia major*. Although each set of species arises together in the trees (described below), minor differences in their sequences are apparent. These different sequences for each species are designated as «1» and «2» in this study.

DNA isolation, amplification, and sequencing. Total genomic DNAs were isolated from fresh or dried leaves or herbarium specimens using the modified CTAB procedure (Doyle, Doyle, 1987). The entire ITS1-5.8S rDNA-ITS2 region was polymerase chain reaction (PCR) amplified using a pair of primers corresponding to conserved areas on the 3′ end of 18S («ITS5» primer) and 5′ end of 26S («ITS4» primer) rDNAs (White et al., 1990). The purified, double-stranded PCR products were then used in cycle sequencing using the Cyclist Exo-Pfu DNA sequencing kit (Stratagene, California, U.S.A.). Sequences were obtained and compared from both DNA strands using the pair of primers indicated above, as well as from primers corresponding to the 3′ and 5′ ends of 5.8S rDNA (these are primers «ITS3» and «ITS2» in: White et al., 1990).

Sequence and phylogenetic analyses. The ITS sequences obtained were aligned using the SED editor of the VOSTORG phylogenetic analysis package (Zharkikh et al., 1990). Aligned DNA sequences of ITS1 and ITS2 of 44 species are provided in fig. 1.

Neighbour-joining (NJ) trees (Saitou, Nei, 1987) were constructed using the TREECON software package (Van de Peer, De Wachter, 1994). It has been shown that this method of tree construction may have a higher level of accuracy than maximum parsimony for estimating phylogenies under a wide range of evolutionary models (see: Kim et al., 1992). Moreover, in the phylogenetic studies of *Umbelliferae* subfamily *Apioideae* both NJ and maximum parsimony trees showed very similar topologies for the same set of taxa (Downie, Katz-Downie, 1996; Katz-Downie et al., 1998). To calculate pairwise distances used in NJ tree construction, two kinds of measures were used: 1) *p*-distances, equal to the observed proportion of differences between pairs of sequences, and 2) evolutionary distances, inferred by applying the two-parameter model of M. Kimura

TABLE 2

Umbelliferae and related taxa for DNA; origin and vouchers

Taxon	Source and vouchers
Aegopodium kashmiricum (R.R. Stewart ex Dunn) Pimenov	Kazakhstan, Dzhungar Alatau Mts., Lepsinsk, 10 VIII 1979, E. V. Kljuykov, N 109.
Angelica sachalinensis Maxim.	Russia, Sakhalin Is., Chekhov Mt., 9 VIII 1983, M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, s. n.
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	Botanical Garden of Moscow State University (BG MSU), weed.
Arafoe aromatica Pimenov et Lavrova	Russia, N. Caucasus, Krasnodar terr., Caucasian Reservate, Lagonaki, 19 VII 1976, Pimenov, N 403.
Aralia elata (Miq.) Seem.	BG MSU; origin: Russia, Primorje (Maritime Prov.) K. A. Voskresensky, s. n.
Astrantia major L.	W. Ukraine, Transcarpatia, Volovetz, IX 1988, Ju. V. Daushkevich, s. n.
Bupleurum falcatum L.	BG MSU; seeds from BG Wroclaw (Poland), 1988.
Carum carvi L.	BG MSU; seeds from Komarov Botanical Institute (St. Petersburg).
Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin	Russia, Ryazan prov., Kochemary, 27 VIII 1976, V. S. Novikov, s. n.
Chaerophyllum aromaticum L.	BG MSU; seeds from BG Nancy (France).
C. khorossanicum Czerniak. ex Schischk.	Turkmenistan, Kopet Dagh Mts., Mt. Dalaneha, 4 VIII 1978, M. G. Pimenov et al., N 246.
Chymsydia colchica (Albov) Woronow	Georgia, Mt. Kvira, 19 VII 1977, M. G. Pimenov, N 1489.
Echinophora chrysantha Freyn et Sint.	Turkey, Erzurum vill., Bozburun, 11 VII 1994, M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, N 733.
Eleutherococcus senticosus (Rupr. et Maxim.) Maxim.	Main Botanical Garden RAS; origin: Russia, Primorje, railway stat. Okeanskaya.
Eryngium billardieri Delaroche	Armenia, Sachlu, 30 VI 1977; M. G. Pimenov et al., N 1027.
E. campestre L. var. *virens* Link	Turkey, Artvin near Borcka, the mouth of the river Murgul, 4 VII 1994; M. G. Pimenov et al., N 16.
Falcaria vulgaris Bernh.	Russia, Rostov prov., Boguehar distr., Radchenskoye, 26 VI 1977, M. G. Pimenov, N 25.
Ferula tenuisecta Korovin	Uzbekistan, Angren valley, Jertasch, 27 V 1978; M. G. Pimenov et al., N 106.
F. violacea Korovin	Tadzhikistan, Karategin Mts., Obi-Garm. 18 VI 1973, M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, N 893.
Ferulago galbanifera (Mill.) W. D. J. Koch	Ukraine, the Crimea, Oktjabrskoye, 7 IX 1974, M. G. Pimenov, L. P. Tomkovich, N 397.
Hacquetia epipactis (Scop.) DC.	BG MSU: origin unknown (received from an amateur).
Hedera colchica (K. Koch) K. Koch	BG MSU (Arboretum).
Hydrocotyle bonariensis Lam.	BG MSU (greenhouse); origin: BG Bonn, N 54.
H. mexicana Schltdl. et Cham.	BG MSU (greenhouse); origin: BG Nancy (France), N 145.
H. vulgaris L.	BG MSU (greenhouse); origin: BG Caen (France), N 511/215
Imperatoria ostruthium L.	Czech Rep., Krkonoschi Mts. 15 VII 1982; M. G. Pimenov, s. n.
Komarovia anisosperma Korovin	Uzbekistan, Zeravscshtan Mts., Urgut. 30 V 1978, M. G. Pimenov et al., N 178.
Laserpitium hispidum Bieb.	Russia, Krasnodar Terr., Gorjachiy Kljuch, 19 VII 1987, T. A. Ostroumova, N 19.
Levisticum officinale W. D. J. Koch	BG MSU; origin unknown.
Meum athamanticum Jacq.	BG MSU; origin: Karpatian Mts., W. Ukraine.

Taxon	Source and vouchers
Myrrhis odorata (L.) Scop.	BG MSU; seeds from BG Frankfurt/Main (Germany).
Paraligusticum discolor (Ledeb.) V. N. Tichom.	Kazakhstan, Dzhungar Alatau Mts., Lepsinsk, 10 VIII 1979, E. V. Kljuykov, N 119.
Peucedanum morisonii Bess. ex Spreng.	Russia, Altai Mts., Barlak, 1979, T. A. Ostroumova, s. n.
Physospermum cornubiense (L.) DC.	Ukraine, the Crimea, Alikat-Bogaz Pass, 4 IX 1974, M. G. Pimenov, L. P. Tomkovich, s. n.
Pimpinella rhodantha Boiss.	Russia, N. Caucasus, Daghestan, Charami Pass, 2 VII 1976, M. G. Pimenov, s. n.
Pittosporum tobira (Thunb.) Ait.	China, cult. Missouri Botanical Garden, St. Louis, N 801425.
Prangos pabularia Lindl.	Kirghizia, Fergana Mts., Urumbash, 17 VIII 1976, M. G. Pimenov, s. n.
Sanicula rubriflora Maxim.	BG MSU; origin: Primorje.
Seseli krylovii (V. N. Tichom.) Pimenov et Sdobnina	BG MSU; seed from BG Ekaterinburg, 1977.
Smyrniopsis aucheri Boiss.	Armenia, Selim Pass, 11 VII 1977; M. G. Pimenov et al., N 1337.

(1980) to correct superimposed mutations. We also varied the ways in which alignment gaps were considered. First, gaps of any size in any species were counted as one gap. Second, positions with gaps in any taxon were excluded from the analysis. The bootstrap resampling procedure (Felsenstein, 1985) was used to analyze the reliability of branches in the phylogenetic trees. This procedure involves resampling the original data matrix, with replacement, in order to create a series of data matrices the same size as the original matrix. The bootstrap values obtained, given as a percentage, describe how often a particular cluster of taxa occurred in these resampled data matrices.

Results and discussion

Despite the availability of 5.8S sequence data for the 44 species sequenced as part of this investigation, only the two spacer regions were included in our analysis. In the study of S. Downie and D. Katz-Downie (1996), sequence data for the 5.8S subunit were incomplete for many taxa, and those that were available were found not to be sufficiently variable to warrant additional sequencing. Indeed the inclusion of available 5.8S data in this study does not change the topology of the inferred trees. This is not surprising as the 5.8S region is extremely conserved (Troitsky, Bobrova, 1986).

In our alignment of 88 ITS sequences from *Umbelliferae* and outgroups *Araliaceae*, *Pittosporaceae*, *Sambucaceae*, and *Rosaceae*, we find both highly conserved and highly variable regions of nucleotides. Although the interspersion of conserved and variable sites facilitates sequence alignability, we admit that several portions of our alignment are ambiguous because of the numerous indels and high sequence divergence that have occurred since the divergence ot these plants.

The NJ tree constructed with *p*-distances and taking alignment gaps into account is shown in fig. 2, with branches having bootstrap values greater than 25 % indicated. With respect to changes in alignment, this topology is rather stable. When several alternative alignments were considered, or questionable regions of alignment excluded from the analysis, only subtle differences in tree topology resulted. Moreover, these changes occurred only in those branches supported by the lowest bootstrap values. When gap positions were excluded from the analysis (thereby eliminating all uncertain areas of the alignment), the resulting tree was almost fully congruent to that seen in fig. 2.

```
                                    1      11         21         31         41         51         61         71         81         91         101        111        121        131        141
1.  Spiraea x vanhouttei            TCGAAA-CCTGCCCACAAGCAGAAC-GACCCGAGAACC-GATTT---CA-CAA-------------------------GCGTCCCTTGAATCCCGCGGGGTC-----GC-GC---CGCGC [illegible]
2   Sorbus sucuparia                TCGAA--CCTG--CAC-AGCAGAAC-GACCCGAGAACCAG-TTT---CAA----------------------------CGTCGGG--GGTC-GGCGGGCCTT-------------CGGG-- [illegible]
3   Aria alnifolia                  TCGAA--CCTG--CAC-AGCAGAAC-GACCCGAGAA-TCG-TTT---CAA----------------------------CGTCGGG--GGTC-GGCGGGCCTT-------------CGGG-- [illegible]
4.  Sambucus australasicus          TCGAAA-CCTG--CAC-AGCAGAAT-GACCCGCGAACTCG-TTT---TCATA---------------------------TTGGG--GCTC--GTCGGCCTAGGC-GC-GC--AAGCG-- [illegible]
5.  Pittosporum tobira              TCGATA-CCTA--TGC-AGCAGAGC-GACCAGCGAACTCG-TAAT--ACACA---------------------------TCCGGTCGGCGGTGACAGAG-----GC-AA--CAGC----------------- [illegible]
6.  Aralia chinansis                NNNAAA-CCTG--CAC-AGCAGAAC-GACCCGCGAACACG-TT-A--CAACA---------------------------CCGGGTGAGGGACGA-AGGGT----GC-GA--AAGC----------------- [illegible]
7.  Aralia elata                    TCGAAA-CCTG--ACC-AG-AGAAC-GACCCGCGAACACG-TT-A--CAACA---------------------------CCGGGTGAGGGACGA-AGGGT----GC-GA--AAGG----------------- TCCCLAAGTT
8.  Hadera colhica                  TCGAAA-CCTG--CAC-AGCAGAAC-GACCCGCGAACATG-TT-A--C--CA-TA------------------------CCCGGGTGAGGGACG-GGGGGA----GC-GC--AAGT----------------- [illegible]
9.  Elautherococcus senticosus      TCGAAA-CCTG--CAC-AGCAGAAC-GACCCGCGAACACG-TT-A--C--CA-TA------------------------CCGTTCGAGGGACGTGGTGGT----GC-GC--AAGT----------------- [illegible]
10  Hydrocotyle bonariansis         TCGTAA-CCTG--CCC-AGCAGAAC-GACCCGCGAACACG-TTTA--C--C--TA------------------------CCGCGAGAGGGTCGA-ACG------GCGGC--AAGC----------------- [illegible]
11. Hydrocotyla mexicana            TCGTAA-CCTG--CCC-AGCAGAAC-GACCCGCGAACACG-TTTA--C--C--TA------------------------CCGGGAGAGGGTCGA-ATG------GCGGC--AAGT----------------- [illegible]
12. Hydrocotyla vulgaris            TCGTAA-CCTG--CCA-AGCAGAAC-GACCCGCGAACATG-TTTA--C--T--TA------------------------CCGGGAGAGGGACGA-AGG------GTGGC- AAGT----------------- [illegible]
13. Astrantia major 2               NNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNACCTGCGAACACG-TCAA--AAACA---------------------------GCGGGGGAGCATTT---GGGGTAC------GC--AAG------------------ [illegible]
14. Astrantia major 1               TCGAATGCCTG--CGAAGCTAAACT-GACCCGCGAACACG-TT-A--AAACA---------------------------GCGGGGGAGCATTT---GGGGTAC------GC--AAG------------------ [illegible]
15. Eryngium billardiari            TACGATGCCTG--CAAAGGGAGACC-GACCCGCGAACACG-TT---AAAAAATACTTCGGGTATTCGGGCGATCGG------CCGGGA---------CGCGCGC------GC--GAGC----------------- [illegible]
16. Eryngium campestra              TACGATGCCTG--CAAAGGGAGACC-GACCCGCGAACACG-TT---AAAAAATACTTCGGGTATT-GGGCGATCGG------CCGGGA---------CGCGCGC------GC--GAGC----------------- [illegible]
17  Hacquetia epipactis             TCGAATGCCTG--CAAATGCTAATC-GACCCGCGAACAAG-T-----CAACAATA--TCGGGT-------CGAGCGGT-----CCGGGGG-----------------GT-GC--AAGC----------------- [illegible]
18. Sanicula rubrifora              TCGAATGGCTG--CAAATGCTAAAC-GACCCGCGAACAAG-T-----CAAAAATA--TCGG-T-------CGAGCGGT-----CCGGGGT-----------------GC-GC--AAG------------------ [illegible]
19. Physospermum cornubiensa        TCGATT-CCTG--CGAAAGCAGAAA-GACCCGTTAACACG-TAAA---AACA---------------------------CTGG-----------------------GC--GAGCATCGGGGGG-CTTTG-AGTGCCC-TGTTT
20  Komarovia anisosperma           TTGTTT-CCTG--CG-TCGCAGAAT-GACCTGTTAACATG-TAAA---AACA---------------------------CCGG-----------------------GC--AAGCATCGGTGGG-C-TTG-AATCCCC-CGTTT
21  Buplaurum falcatum              TCGAGT-CCCG---AATCAC-GAAGCGACCCGAGAACATG-TTTT---ATGA---------------------------CAGG-----------------------GC--CAGTGGTCGCCGG-TCTT--GGCCTGGCGATT
22. Ferula violacea                 TCGAAT-CCTG--CAATAGCAGAAT-GACCCGTTAACACG-TAAA---AACA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGGTTCGGGGGG-CCT-ATGGTCCCC TATTTG
23. Farula tanuisecta               TCGAAT-CCTG--CAATAGCAGAAT-GACCCGTTAACACG-TAAA---ATCA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGGTTCAGGAGG-CCT-ATGGTCCCC TATTTG
24. Laserpitium hispidum            TCGAAT-CCTG--CACTACTAGAAT-GACCCGCTAACATG-TAA----AACA---------------------------CCGG-----------------------GC--AAGCATCGGGGGG-CGT--TGGTCCCT-TGTTT
25. Myrrhis odorata                 TCGAAT-CCTG--CTCTAGCGGAAT-GACCCGTTAACGCG-TTAA---AACA---------------------------CCGG-----------------------GC--AAGCATCAGGAGG-CCC-AAGGTCCCC TCTTT
26  Chaarophyllum khorossanicum     TCGAAT-CCTG--CACTAGCGGAAT-GACCAGTTAACACG-TTTA---AACA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGGGTCAGGGGG-CCTTATGATCCCC-TGTTT
27. Chaerophyllum aromaticum        TCGAAT-CCTG--CACTAGCGGAAT-GACCAGTTAACACG-TTCA---AACA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGCGTCAGGGGG-CCTTATGATCCCC-TGTTT
28. Sesali krylovii                 TCGAAT-CCTG--CAATAGCAGAAT-GACCCGCTAACACG-T-----CAAAAAT-------------------------TTGG-----------------------GC--AAGCATCGGGGGG-CCTC--GGTCTCC-TGTCT
29. Meum athamanticum               TCGAAT-CCTG--CGATGGCAGAAG-GACCCGCTAACACG-T-----AAACCCA-------------------------TCGG-----------------------GC--AAGGGTCAGGGGG-CCTTG-GGTCCCC-TTTCT
30. Paraligusticum discolor         TCGAAT-CCTG--CAATAGCTGAAT-GACCCGCTAACAAG-T-----CAACAAT-------------------------TTGG-----------------------GC--AAGTATCGGGGGG-CCTC--GGTCTCC-TGTCT-
31. Angalica sachalinansis          TCGAAT-CCTG--CRATAGCAGAAT-GACCCGCTAACACG-T-----TAACAAT-------------------------TTGG-----------------------GC--GAGGGTCGGGGGG-CCTT--GGTCTCC-TGTCT-
32. Chymsydia colchica              TCGAAT-CCTG--CAATAGCAGAAT-GACCCGCTAACACG-T-----CAACAAT-------------------------TTGG-----------------------GC--AAGCGTCGGGGGG-CCTC--GGTCTCC-TGTCT-
33  Imperatoria ostruthium          TCGAAT-CCTG--CAATAGCAGAAT-GACCCGCTAACACG-T-----CAACAAT-------------------------TTGG-----------------------GC--AAGCATCGGGGGA-CCTC--GGTCTCC-TGTCC-
34. Peucedanum moriaonii            TCGAAT-CCTG--CAATAGCAGAAT-GACCCGCTAACACG-T-----CAACAAT-------------------------TTGG-----------------------GC--AAGCGTCGGGGGG-CCTC--GGTCTCC-CGTCT-
35. Prangos pabularia 1             TCGAAT-CCTG--CGATCG-AGACC-GACCCGCGAACATG-TAAA--CA-CA---------------------------TCGG-----------------------GA-AAAGCATCGGGGGG-CTTT--GGTCCCC-TGTCT
36. Prangos pabularia 2             TCGAAT-CCTG--CGATAGCAGAAC-GACCCGCGAACATG-TAAA--CA-CA---------------------------TCGG-----------------------GA-AAAGCATCGGGGGG-CTTT--GCTCCCC-TGTCT-
37. Canolophium danudatum           -CGAAT-CCTG--CGATAGTAGAAC-GACCCGCTAACATG-TAAA--CA-CA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGGGTCGGGGGG-CTTT--GCTCCCT TGTCT-
38. Ferulago galbanifara            TTCGAT-CCTG--CGATAGCAGAAT-GACCCGCTAACACG-TAAA--CA-CA---------------------------TCGG-----------------------GAAAAAGCGTCGGGGGG CTTT--GGTCCTC-CGTCT-
39. Smyrniopsis aucheri 1           TCGAAT-CCTG--CGATAGCAGAAT-CACCCGCTAACATG-TAAA--CA-CA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGCATCAGGGGG-CTTT--GGTCCCC-TGTCT-
40. Smyrniopsis aucheri 2           TCGAAT-CCTG--CGATAGCAGAAT-CACCCGCTAACATG-TAAA--CA-CA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGCATCAGGGGG CTTT--GGTCCCC TGTCT-
41. Echinophora chrysantha          TCGAAC-CCTG--CACCAGCAGAAT-GACCCGCTAACACG-TAAA--CA-CA---------------------------TTGG-----------------------GC--AAGCATTGGGGGG-CCTT--GGTCCCT-CGTAT-
42. Levisticum officinale 1         TCGAAT-CCTG--CAATAGCAGAAT-GACCCGCTAACATG-TAAA--CA-CG---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGCATCGGGGGC-CTTT--GGTCCCT-TGTTT-
43. Levisticum officinala 2         TCGAAT-CCTG--CGATAGCAGAAC-GACCCGCTAACATG-TAAA--CA-CG---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGCATCGGGGGC-CTTT--GGTCCCT-TGTTT-
44. Pimpinalla rhodantha            TCGAAT-CCTG--CGATAGCAGAAC-GACCCGGTAACACG-TAAA--CA-CA---------------------------TCGG-----------------------GC--TAGCGTCATTGGG-CTTC--GGTCCCT-TGTCC-
45. Arafoa aromatica                TCGAAT-CCTG--CGATAGCAGAAC-GACCTGTTAACACG-TAAA--CA-CA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGCGTCATGGGG-CTCC--GGTCCCC-TGTCT-
46  Aegopodium kashmiricum          TCGAAT-CCTG--TGATAGCAGAAT-GACCCGCTAACTCG-TAAA--TA-TA---------------------------TTGG-----------------------GC- AAGC-TCACGGGG-ATTT--TATCCCC-TGTGG-
47  Falcaria vulgaris               TCGAAT-CCTG--CGATAGCAGAAC-GACCCGCTAACTCG-TAAA---AACA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGC-TCACGGGG-ATTC--CGTCCCC-TGTTG-
48. Carum carvi                     TCGAAC-CCTG--CGATAGCAGAAC-GACCCGCTAACATG-TTAA---AACA---------------------------TCGG-----------------------GC--AAGG-TCATGGGG-ATTC--CTTCCCA-TGTTG-
```

Fig. 1. Aligned sequences of ITS1 + ITS2 regions in ribosomal DNA of 44 species from 84 species used in phylogenetic analysis. 5.8S rDNA have to be placed between positions 377 and 378 of the alignment.

```
                                  151       161       171       181       191       201       211       221       231       241       251       261       271       281       291
1.  Spiraea x vanhouttei          ----------CTTTC----GGGA-CTCGCT--GCGCGCGCTCCGTCCTCCTCCGC-GGGCGT------------ACAAAC-GAAAAC--CG-GCGCGAACCGCG-CAAGGA-TCCCT---GAA--CGAA--TAGGCGC---G-CT---
2.  Sorbus aucuparia              ----------ATCCC----GGGAGCCCGC--------------------TCCC--GGGCGT------------ACAAAC-GAAAAC--CG-ACGCGTGCTGCGTCAAGGA-ACCT----GAA--CGAAA--GAGCGA---G-CT---
3.  Aria sinifolia                ----------ATCCC----GGGAGCCCGC--------------------TCCC--GGGCGTATACT---------AAAC-GAACAC--CG-GCGCGTGCTGCG-CAAGGA-ACAC----GAA--CGAAA--CAACGC---G-CT---
4.  Sambucus australasicus        ----------CGGTC---AGGG---CGC---------------------CCTC---GGTGTGCT----GACC-AAACAAC-GAACCC--CG-GCGCGATCCGCGCCAAGGA-ATTTT---TA--CCGAA---GAGCGT---G-TCT--
5.  Pittosporum tobira            GCTGGCCCA--TGGATC---GGGGA-GTGC-------------------CCCC--GGGNGCTTCTC--GACC-GAAAACC-AA-ACCC-CG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA--CTC----AGA-TTGAAT-CGCACGT-CTC-CTCC-
6.  Aralia chinensis              GCGACCCCA--TGGTC---GGGGA-CCGC--------------------CCTC--GGGTGTTCCTC--TTCC-GAACAAC-GA-ACCC-CG---GCGGAATGCGCCAAGGA-AATC----AAA-TTGAAC-TGAACGC-GTC-CCC--
7.  Aralia elata                  GCGAACCCA--TGGTCG---GG-GA-CCGC-------------------CCTC--GGGTGTTCCTC--TTCC-GAACAAC-GA-ACCC-CG-GCGCGGAATGCGCGAAGGA-AATC----AAA-TTGAAC-TGAACGC-GTC-CCC--
8.  Hedera colhica                ACGA--CTA--CGGTCG---GG-GA-TTGC-------------------CCTC--GGGTGGTCCTC--GCCT-GAACAACCGACCCCC-CG-GCGCGAAAAGCGCCAAGGA-AATC----AAA-CTGAAC-TGAACGC-TTC-TCA--
9.  Eleutherococcus senticosus    GCGAACCCA--TTGTCG---GG-GA-TTGC-------------------CCTC--GGTCGGTCCTC--GACTCGAACAAC-GTCACCC-CG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATC----AAA-CTGAAC-TGAACGC-GTC-CCA--
10. Hydrocotyle bonariensis       CCGAACCCT--TGGACG---GG-GA-TCGC-------------------CCTCTGTGGCGGCCTCC--GTCC-CAATAAC-GACCCCC-CG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATC----AAA-CTGAGTAAGATTGC-GTC-CC---
11. Hydrocotyle mexicana          CCGAACCCT--TGGACG---GG-GA-TCGC-------------------CCTCTGTGGTGGCCTTC--GTCC-CAATAAC-GACCCCC-CG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATT----AAA-CTGAGTAAGATTGC-GTC-CC---
12. Hydrocotyle vulgaris          CCAAACCCT--CAGACG---AA-GA-TTAC-------------------CCTTTTCGGTGGGCTT---GTTA-GAA-AA--GACCCCC-CG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATC----AAT-TTGAGT-GGAATGC-ATC-CCC--
13. Astrantia major 2             GCGACCTCGC-CGGGCA---GAGGG--CGC-------------------CCAC--GGGTGCTCGAT--GTCC-GACCAAA---CAACC-C-AGCGCATATTGCGC-AAGGA-AATT----GAA-CCGAAT-TGCATGC-CTG-CCTCA
14. Astrantia major 1             GCGACCTCGC-CGGGCA---GA-GGGTCGC-------------------CCAC--GGGTGCTCGAT--GTCC-GACCAAA---CAACC-CGAGCGCATATTGCGCCAAGGA-AATT----GAA-CCGAAT-TGCATGC-CTG-CCTCA
15. Eryngium billardieri          GTGACCCCT--TTGGCG---GT-GGG-CGT-------------------CCCC--GGGCGCT-GCTCCGGCC--AC-AAA-CTCACCC-CG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATA----GAA-ACGAAC-TGCACGTTGTG-CC---
16. Eryngium campestre            GTGACCCCT--TTGGCG---GA-GGG-CGT-------------------CCTC--GGGCGCTCCCC--GGCC--AC-AAA-CTCACCC-CG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATA----GAA-ACGAAC-TGCACGTTGTG-CC---
17. Hacquetia epipactis           GCGAACTCA--CTGGCG---GA-GGG-CGT-------------------CCTC--GGATGCCCGGCGTGACC--AC-AAA-CTCACTC-CG-GCGCGGAATGCGTCAAGGA-AATA----TTA-CCGAAC-TGCACGT-CCC-CTCC-
18. Sanicula rubrifora            GCGAACCCA--CTGGCG---GA-GGG-CGT-------------------CCTC--GGATGTCCGCT--GACC--AC-AAA-CTCACTC-CG-GCGCGGAATGCGTCAAGGA-AATA----GAA-CCGAAC-TGCACGT-CCC-CTCC-
19. Physospermum cornubiense      GTGAACCCT--TTGGAC---GGTGGG-CAC-------------------TTCT--TGGTGCACACT--GGCC-AAC-AAA-ATCAATT-GG-GCGTTGAATGCGCCAAGGA-AATT----AAAATTGAAT-TGTACGT-CAG-CTT--
20. Komarovia anisosperma         GCGAACCCC---AGGAA---GGTGGG-TGC-------------------CCCC--GGGTGCTCATC--GGCC-GAC-GAA-ATCAAAT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATC----AAA-CAGAAT-TGTATGT-TTG-CTT--
21. Bupleurum falcatum            GCGAACCCT---CGGTC---GGGGGG-CGC-------------------CTAG--TTGCGCTCGCC--GGCC---C-AAA-TTTTAAC-CG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATT----ACAACCGAAT-AGGATGT-GTC-CTC--
22. Ferula violacea               GCGAACCCA---AGGTA---GGTGTACCCC-------------------TCAC--GGCTGTCCACC--GGCC-AAC-GAA-ATCAACT-GG-GCGCTGAATGCGCCAAGGA-AACT----AATACTGAAT-TGTTCGT--CG-CTT--
23. Ferula tenuisecta             GCGAACCCA---AGGTA---GGTGTACCCC-------------------TCAC--GGGTGTCCACC--GGCC-AAC-GAA-AACAACC-GG-GCGCTGACTGCGCCAAGGA-AACT----AATACCGAAT-TGTTCGT--CG-CTT--
24. Lasarpitium hispidum          GCAAACCCA---AGGCA---GGTGC-CCCC-------------------TTAC--GGGTGTCCACT---GCCTATA-TAA-ATCAACT-GG-GCGCTAAATGCGCCAAGGA-AGTT----AATAATGAAT-TGTTCGT-TCG-CAT--
25. Myrrhis odorata               GCGACCCCA---GGGCA---GTTGT-CCCC-------------------TCAC--GGGTGTCAACA--TGCC-AAC-TAA-ATCAACT-GG-GCGCTGACTGCGCCAAGGA-AATT----AATACTGAAT-TGATTGT-TTG-CTT--
26. Chaerophyllum khorossanicum   GCGATCCCC---GGGTA---GTTGT-CCCC-------------------TCAC--GGGTGCCAACC--AACC-AAC-AAA-ATCAACT-GG-GCGCTGACTGCGCCAAGGA-AATT----AATACTGAAT-TGTGCGT-TCG-CTT--
27. Chaerophyllum aromaticum      GCGATCCCT---GGGTT---GTTGT-CCCC-------------------TCAC--GGCTGCCAACC--AACC-ACC-AAA-ATCAACT-GG-GCGCTGACTGCGCCAAGGA-AATT----AATACTGAAT-TGTGCGT-TCG-CTT--
28. Seseli krylovii               GCGAATCCC---TGGTA---GGTAG-CCAC-------------------TCCC--GGGTGGCCACC--TGCCT-TC-AAA-ATCATTC-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-CCTT----AAAACTGAAT-TGTACGT-CCG-TAT--
29. Meum athamanticum             GCGAACCCT---AGGTA---GGTGG-CCCC-------------------TCCC--CGGTGCCCACC--TGCCT-AC-AAA-ACTAACC-GG-GCGCGGAATGCG--AAGGA-AATC----AAAACTGAAT-TGTACGT-CCG-TAT--
30. Paraligusticum discolor       ACGAATCCC---TGGTA---GGTGG-TCAC-------------------TCCC--GGGTGGCCACT--GGCCT-CC-AAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-CCTT----AAAACTGAAT-TGTACGT-TTG-TAT--
31. Angelica sachalinensis        GCGAATCCC---TGGTA---GGTGG-CCAC-------------------TCCC--GGGTG-CCACT--GGCCT-GC-AAA-ATCATTCAGG-GCGCGGAAAGCGCCAAGGA-CCTT----AAAATTGAAT-TGTACGT-TCG-TAT--
32. Chymsydia colchica            GCGAATCCC---TGGTA---GGTGG-CCAC-------------------TCCC--GGCTGGCCACT--GGCCT-GC-AAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-CCAT----AAAACTGAAT-TGTACGT-CCG-TAT--
33. Imperatoria ostruthium        GCGAATCCC---TGGTA---GGTGG-CCAC-------------------TCCC--GGGTGGCCACT--GGCCT-GC-AAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-CCTT----AAAACTGAAT-TGTACGT-CCG-TAT--
34. Peucedanum morisonii          GCGAATCCC---TGGTA---GGTGG-CCAC-------------------TCCC--GGGTGGCCACT--GGCCT-GC-AAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-CCTT----AAAACTGAAT-TGTACGT-CCG-TAT--
35. Prangos pabularia 1           GCGAATCCT---TGGTA---GGTGG-CCCC-------------------TCTC--GGGCGGTCACT--GGCCA-GC-AAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAACTGAAT-TGTACGT-TTG-CAT--
36. Prangos pabularia 2           GCGAATCCT---TGGTA---GGTGG-CCCC-------------------TCTC--GGGCGGTCACT--GGCCA-GC-AAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAACTGAAT-TGTACGT-TTG-CAT--
37. Cenolophium denudatum         GCGAACCC----TGGTA---GGGGG-CCTC-------------------TCTC--GGGGGGCCACT--GGCCT-GC-AAA-ATCATTC-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AGAAATGAAT-CGTACGT-CCG-TAT--
38. Ferulago galbanifera          GCGAATCCC---TGGTA---GGTGG-CCC--------------------TCCG--GGGCAGCCACT--GGCCA-GC-AAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTA----AAAACTGAAT-TGTACGT-CCG-CAT--
39. Smyrniopsis aucheri 1         GTGAATCCC---TGGTA----GTGG-GCCC-------------------TCTC--GGCTGGCCACT--GGCCT-GC-AAA-ATCATTC-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAATTGAAT-TGGACGC-TCG-CAT--
40. Smyrniopsis aucheri 2         GTGAATCCC---TGGTA---GGTGG-CCCC-------------------TCTC--GGGTGGCCACT--GGCCT-GC-AAA-ATCATTC-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAATTGAAT-TGGACGC-TCG-CAT--
41. Echinophora chrysanths        GTGAACCCT---TG-TA---GGTGG-CCCC-------------------TCTC--GGGTGGCCAAT--GTCCT-ACATTA-ATCATTC-GG-GCGTGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAATTGAAG-TGTATGT-GTG-CAT--
42. Levisticum officinale 1       GCGAACCC----TGGTA---GGTGG-TCCC-------------------TCTC--AAGTGGCCATC--GGCCT-GC-GAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAATTGAAT-TGTATGT-CTG-CAT--
43. Levisticum officinale 2       GCGAACCC----TGGTA---GGTGG-TCCC-------------------TCTC--AAGTGGCCATC--GGCCT-GC-GAA-ATCATTT-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAATTGAAT-TGTATGT-CTG-CAT--
44. Pimpinella rhodanths          GCGAACCCC---AGGTA---GGTGT-CCTGC-TT--------------AGATTCT--AAG-GGCCACC--GGCCG-AC-GAA-ATCATCC-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAATCGAAT-TGTATGC-TCG-CTT--
45. Arafoe aromatica              GCGAATCCC---AGGTA---GGTGG-CCCC-------------------TCT--AAGGGGCCACC--GGCCG-AC-GAA-ATCATCC-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-ACTT----AAAATCGAAT-TGTACGT-TCG-TTT--
46. Aegopodium kashmiricum        GTGAACCCT---TGGTA---GGTGG-TCAC-------------------TCCT--CGGTTGCCACT--GGCCT-AC-GAA-ATCACCC-GG-GCGCGGAATGCGCCAAGGA-AATT----AAAACTGAAT-TG-ATGT-GTG-TTT--
47. Falcaria vulgaris             GCGAACCCT---CGGTA---GGTGG-TCGC-------------------CCTT--CGGTGGCCACY--GGCCC-AC-GAA-ATCATCC-GG-GCGCGGCATGCGCCAAGGA-AATT----AAAACTGAAT-TG-ATGA-CCG-CTT--
48. Carum carvi                   GCGAACCCC---AGGTA---GGTGG-CCGC-------------------CCTC--GGGTGGCCATC--GGCCT-AC-AAA-ATAATTC-GG-GCGTGGAATGCGCCAAGGA-AATT----AAAACTGAAT-TG-ATGA-CCA-CTT--
```

Fig. 1 (*continuation*).

```
                                  301       311       321       331       341       351       361       371       381       391       401       411       421       431       441
1   Spiraea x vanhouttei          CCCGCGA---GCCC----CGGAAA-C-GG-TGCGCGGACGGGCT-GCGTCGCCG --AATTC-ATTACTAT-GTC-CCG------ - --TTGCCCC----CCC---------GCG---CCCCGCTCCCT CTTT      TTGG GAG
2.  Sorbus aucuparia              CCCGCC----GCCC----CGGAAA-C-GG-TGCGCGCGCGGGT--GCGTCGTCG---TCTTC----AATAT-GTC-CTG-----------TTGCCCC----CCC---------GCG---C----CTCCCT C ----     GG GAG
3.  Aria alnifolia                CCCGTC----GCCC----CGGAAA-C-GG-TGCGCGCGCGGGT--GCA-CGTCG---TCTTC----AACAC-ATC-CCG-----------TTGCTCC----CCC---------GCG---C----CTCCCT C  - --    GG GAG
4.  Sambucus australasicus        TCCGTT----GBCC----CG-TTCGC-GG---CGTGCACGG-TAGGCC-CG-CG---CCTTT----GAAAC-ACA-TTG-----------CCGTCGC----CCCCTTCCAATTTCCCATTCTT----------------    GGTGA
5.  Pittosporum tobira            CCCGTTC---G-------CGGGTTGT-GG-------------------CGGCG---TTATTCC--ATAAC-AC--TCGCA----------TCGCCCC----C-------ATCCCTCCC-CA----TCCC----AT----  TAGG GGT
6.  Aralia chinensis              CCCGTTT---G-------CGGGCGGC-GG------------------AGGCG---TCTTTCT--AAAAC-AC--TCGC-----------TCGCCCC----C-------AACCCCG---CA---CTCCCT-C-AT-      -GGGGA
7.  Aralia elata                  CCCGTGT---G-------CGG-CGGC-GG------------------AGGCG---TCTTTCT--AAAAC-ACA-TCCGG----------TCGCCCC----C-------AACCCCG---A---CTCCCT-C-AT------ GG GAG
8.  Hedera colhica                CCCGTTT---G-------CGGGTGGC-AG------------------AGGCA---TCTTTCT--AAATC-ACA-TGACG----------TCGACCC----CCC----AACCTCG---CT---CTCACT-C-CT ---    GG GAG
9   Eleutherococcus senticosus    -CCGTTC---G-------CGGGCTGT-GG------------------GGGCG---TCTTTCT--AAAAC-ACA-TCGG-----------CCGCCCC----CC------AACCCTG---CA---CTCCCT-C-AT-      GG GAG
10. Hydrocotyle bonariensis       CCCGTTC---G-------CGG-TGGC-GG-TGGCTGGA--------------CG-CATCTTTCT--AAAAC-ATCTTCGGC---------TCGTCTC----CC----AAAACCTCG---CG---CTTCCAAC-AC-     GG GAG
11  Hydrocotyle mexicana          CCCGTTC---G-------CGG-TGGC-GG-TGGCTGGA--------------CG-CATCTTTCT--AAAAC-ACA-TCGGC---------TCGTCTC----CC----AAAACCTCG---CG---CTTCCA-A-AC --   GG GAG
12. Hydrocotyle vulgaris          CCTGTTC---G-------CGGGCGGT-GG-------A--------------GG--ATCTTTCT--AAAAC-ATA-TCGTCGTCGATCTCGTCGCCCC----CC-----AAACATCATCACA---CTTCCA-C-AC---   GG GAG
13. Astrantia major 2             CCCGT--GC-G-------CG--CGGT-GG----------------------CG---TGTTTCC--GAAAC-AA--TCGCG----------TCGCCCC----C-----ACAAC-GTG---TT---GTC-CA-C--T---    TG TGG
14. Astrantia major 1             CCCGT--GC-G-------CGGGCGGT-GG----------------------CG---TGTTTCC--GAAAC-AAA-TCGG-----------TCGCCCC----C-----ACAACCGTG---TT---GTC-CA-C--T-----  TG TGG
15. Eryngium billardieri          CCGGTTTGC-G---CGGGCGGGCCGTCGG----------------------CG--GTCTTTCA--GAAAC-ACA-TCGGC---------TCGCCCC----CC-----AAACCA-G---CA---CTC-CT-----------A
16. Eryngium campestre            CCGGTTTGC-G---CGGGCGGGCCGTCGG----------------------CG--GTCTTTCA--GAAAC-ACA-TCGGC---------TCGCCCC----CC-----AAACCA-G---CA---CTC-CT-----------A
17. Hacquetia epipactis           TCCGTTT-C-G---CGG-CGG-CGGT-GG----------------------CG---TCTTTCA--GAAAC-ACA-TCGG----------TCGCCCC----CC-----AAACCACG---CA---CTC-CT-CGAT--------AG-GC
18. Sanicula rubrifora            TCCGTTT-C-G---CGG-CGG-CGGT-GG----------------------CG---TCTTTCA--GAAAC-ACA-TCGG----------TCGCCCC----CC-----AAACCACG---CA---CTC-CT-CG-C--------AG-GA
19. Physospermum cornubiense      CCCGTCC---G-------CGGGCAGT-GG----------------------CG---TCTTTCC--GAATC-ATA-TTGTG----------TTGCCCCCTGAC------AGCGCACT---CA---T-------------------G-GAG
20. Komarovia anisosperma         CCCGTTC---A-------TGGGAAGC-GG----------------------CA---TCTTTCC--TAAAC-CCA-TCGTG----------TTGCCCCCAGAT------------------CA---CTCACT-CCTT-------GAG-GAG
21. Bupleurum falcatum            CCCGTTT---G-------AGGG--GC-GG----------------------CGACATCCTTTT--GAGAA-ACA-AAGAT----------TTGCCCC-TCCTC-----TGCTCGCT---CA-------TT-TT---------GAGTTAG
22. Ferula violacea               CTCGTTC---G-------CGGGCAGC-AA----------------------CG---TGAGTCT--GAAAC-ACA-TCGTG----------TTGCCCCC-GACC-----AAA--------CA---TCT-CT-CT----------AG GAG
23. Ferula tenuisecta             CTCGTTC---G-------CGGGGAGC-GG----------------------CG---TCAGTCT--GAAAC-ACA-TCGTG----------TTGCCCCC-GACC-----AAA--------CA---TCT-CT-TT----------AG-GAG
24. Laserpitium hispidum          CTCGTTC---G-------CGGGAGGC-GG----------------------CG---GCAGTTG--AAAAC-AAAATTGTG----------TTGCCCC-TGACC-----AAG--------CA---CCT-CT-CT----------GG-GGG
25. Myrrhis odorata               CTCGTTC---G-------CGGGCAGC-GG----------------------CG---TCAATCT--GAAAC-ACA-TCTTG----------TTGCCCC-TGTCC-----AAA---CT---AA---TCT--T-CT----------AG-GAG
26. Chaerophyllum khorossanicum   CTCGTTC---G-------CGGGCAGC-GA----------------------CG---TCAGTCT--GAAAC-ACA-TCTTG----------TTGCCCCCTAACC-----AAA---CT---AA---TCT--T-CT----------TA-GAG
27. Chaerophyllum aromaticum      CTCGTTC---G-------CGGGCAGC-GA----------------------CG---TCAGTCT--GAAAC-ACA-TCTTG----------TTGCCCCCTAGCC-----AAA---CT---AA---TCT--T-CT----------TA-GAG
28. Seseli krylovii               CCCGTTA---C-------CGGGCAGC-GG----------------------CG---TCATTCT--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----AC-----AAACCACT---CA---CAC-CT------------GAG-AAG
29. Meum athamanticum             CCTGTTA---G-------CGGGCAGC-GG----------------------CG---TCATTCT--GAAAC-ACA-TCGTG----------TTGCCC-----AC-----AAACCACT---CA---CAC-CT------------GAG-AAG
30. Paraligusticum discolor       CCCGTTA---A-------CGGGCAAC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----CC-----AAACCACT---CA---CGC-CT------------GAG-AAG
31. Angelica sachalinensis        -CCGTTA---G-------CGGGCACC-GA----------------------CG---TCATTCG--AAAAC-ACA-TCGTA----------TTGCCC-----AC-----AAACCACT---CA---CAC-AT------------GAG-AAG
32. Chymsydia colchica            CCCGTTA---G-------CGGGCAGC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----CC-----AAACCACT---CA---CAC-CT------------GAG-AAG
33. Imperatoria ostruthium        CCCGTTA---G-------CGGGCAGC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC------C-----AAACCACT---CA---CAC-CT------------GAG-AAG
34. Peucedanum morisonii          CCCGTTT---G-------CGGGCAGC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----CC-----AAACCACT---CA---CAC-CT------------GAG-AAG
35. Prangos pabularia 1           -CCGTTA---G-------CGGGCAGC-GA----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----AC-----AAACCACT---TA---CTC-CT-C----------AAG-GAG
36. Prangos pabularia 2           CCCGTTA---G-------CGGGCAGC-GA----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----AC-----AAACCACT---TA---CTC-CT-C----------AAG-GAG
37. Cenolophium denudatum         CCCGTTA---G-------CGGGCAAC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ATA-TCGT-----------TTGCCC-----AC------AACCACT---CA---CTC-CT-C----------ATG-GAG
38. Ferulago galbanifera          CCCGTTA---G-------CGGGCAGC-GG----------------------CG---TCATTCG--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----CC-----AAACCACT---CA---CTC-CT-C----------GAG-GAG
39. Smyrniopsis aucheri 1         CTCGTTA---G-------CGGGAAGC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----AC------AACCACT---CA---CTC-CT-T----------GAG-GAG
40. Smyrniopsis aucheri 2         CTCGTTA---G-------CGGGAAGC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----AC------AACCACT---CA---CTC-CT-T----------GAG-GAG
41. Echinophora chrysantha        CCCATTA---G-------TGGGAAGC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TTG------------CTGCCC-----GT------AACCACT--CCA---CTC-CG------------AAG-GGG
42  Levisticum officinale 1       CCCGTTA---G-------TGGCTAGC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAT-ACA-TCATC---------TTTGCCC-----AC------AACCACT---CA---CTC-CT-C----------GAG-GAG
43. Levisticum officinale 2       CCCGTTA---G-------TGGGTAGC-GG----------------------AG---TCATTCC--AAAAT-ACA-TCATC----------TTGCCC-----AC------AACCACT---CA---CTC-CT-C----------GAG-GAG
44. Pimpinella rhodantha          CCCGTTA---G-------CGGGCAGC-GG----------------------CT---TCAATCC--AAAAC-ACA-TCGTC----------TTGCCC-----AC------AACCACT---CA---CTC-CT-T----------GAG-GAG
45. Arafoe aromatica              CCCGTTA---G-------CGGGAAAC-GG----------------------CG---TCATTCC--AAAAC-ACA-TCGAC----------ATGCCC-----CC------AACCACA---CA---CTC-CT-A----------GAG-GAG
46. Aegopodium kashmiricum        CCCATTA--TG-------CGGGTTGC-AG----------------------CG---TCATTCT--AAAAC-ATA-TCGTG----------TTGCCA-----CC------GACCACT---CA---CTC-CT-A----------GAG-GAG
47. Falcaria vulgaris             -CCGTTA---G------CCGGGTAGT-GG----------------------CG---TCATTCT--AAAAC-ACA-TCGTG----------TTGCCC-----CC-----AAA-CACT---CA---CTC-CTTCT------------G-GAA
48. Carum carvi                   TCCGATA---G------TCGGGCTGT-GG----------------------CG---TCATTCT--AAAAC-ACA-TCGTG----------TTGCCC-----CC------AACCACT---CA---CTC-CT-CT-----------GG-GAG
```

Fig. 1 (*continuation*).

```
                                      451       461       471       481       491       501       511       521       531       541       551       561       571       581       591
1.  Spiraea x vanhouttei             --CGAACTCGG------GGCGGG---CTGATGGTGGCCTCCC-GTGCGCTCCGC--CGCGCTGGTTGGCC-AAATACCGAGTCCCCG-GCGA-C-GTGCG-C-CA-CG-ACGAT--CGGT-GGTTG--AGAGA-CCCCTGTCGCT-AGTC
2.  Sorbus aucuparia                 --CG---TCGG-------GGGG---CGGACGATGGCCTCCC-GTGCGTC--ACCCCGCGC-GGTTGGCACAAATGCCGAGTCCTCG-GCGA-C-GAACG-C-CA-CG-ACAAT--CGGT-GGTTGTCAAA---CCTCGGTTGCC-TGTT
3.  Aria alnifolia                   --CG---TCGG-------GGGG---CGGACGATGGCCTCCT-RCGCGTC--GCA-CGCGC-GGCTGGCACAAATGCCGGGTCCTCG-GCGA-C-GAACG-C-CA-CG-ACAAT--CGGT-GGTTGTCAAA---CCTCGGTTGCC-TGTT
4.  Sambucus australasicus           --CG---TTGGT----GGTCGGG---CGGATATTGGCCTCCC-GTGCTCTC-GA---GCGC-GGTTGGCCCAAAAGC-GAGTCCCCG-ACAA-C-GGACG-T-CA-CG-ACAAG--TGGT-GGTTG--AAAAG-CCTTCTTATCC-TGTC
5.  Pittosporum tobira               ATCGAG---GG-C-----GGGGGNNNCGGATATTGGCCTCGT-GCCTCTT--GAT--GTGC-GGTTGGCCCAAATGC-GAGTCCTCG-GCGA-C-GTACG-T-CA-CG-ACAAG--TGGT-GGTTGTTAAAGC-CCCTCTTATGA-TGTC
6.  Aralia chinensis                 -TCGA----GG-CAGA---GGGG---CGGATGTTGGCCTCCC-GTGTCTC--ACC--ACGC-GGTTGGTCCAAATGT-GAGTCCTTG-GCGA-C-GGACG-T-CA-CGGACAAG--TGGT-GGTTGTAAAAAG-CCCTCTTCTGA-T---
7.  Aralia elata                     -TCGA----GG-CAGA---GGGG---CGGATATTGGCCTCCC-GTGTCTC--ACC--ATGC-GGTTGGCCCAAATGT-GAGTTCTTG-GCGA-C-GGACG-T-CA-CG-ACAAG--TGGT-GGTTGTAAAAAG-CCCTCTTCTGA-TGTC
8.  Hedera colhica                   -TTGT----TG-CGGA---GGGG---CGGATACTGGCCTCCC-GTGCCTC--ATC--GTAT-GGTTGGCCCAAATGT-GAGTCCTTG-GCGA-C-GGACGAT--A-CG-ACAAG-CTGGT-GGTTGTAAAAAG-CCCTCTTCTCC-TGTC
9.  Eleutherococcus senticosus       -TCAT----GA-CTGA---GGGG---CGGATACTGGCCTCCC-GTGTCTC--ACC--GTGC-GGTTGGCCCAAATGT-GAGTCCTTG-GCGA-C-GGACAGT-CA-CG-ACAAG--TGGT-GGTTGTAAAAAG-CCCTCTTCTCC-TGTC
10. Hydrocotyle bonariensis          -TCGT----GG---GA--GGGGG---CGGATATTGGACTCCC-GTGTCCCC-ATT--GCGC-GGTTGTCCTAAAATC-GAGTCCTCG-GCGAGC-AAGC--T-CA-CG-GCAAG--TGCT-GGTCGTAAAAAG-CCTTACGTTGA-TGCC
11. Hydrocotyle mexicana             -TCGT----GG---GA--GGGGG---CGGATATTGGACTCCC-GTGTCCCC-ATT--GCGC-GGTTGTCCTAAAATC-GAGTCCTCG-GCGAGC-AAGC--T-CA-CG-GCAAG--TGCTTGGTCGTAAAAAG-CCTTACGTTCA-TGCC
12. Hydrocotyle vulgaris             -TCAT----GG---AA--GGGGG---CGGATATTGGACTCCCGGTGAGTC--ATT--GCGC-GGTTGCCCTAAAAGC--AG-CATCG-GCGAGC-AAGC--T-CA-CG-ACAAG--TGCT-GGTCGTAAAAAG-CCTTATGTTCA-TGTT
13. Astrantia major 2                -CTGTGC--GGGCT----GGGGG---CGGATATTGGCCTCCC-GT-TATTT-GCA--TAGC-GGTTGGCCCAAAAGC-GAGTCCCCG-ACGG-ATGGACG-T-CG-CG-GCATTT-TGGT-GGTTGTAAATAA-GCCCTCCAATCGTGCC
14. Astrantia major 1                -CTGTGC--GGGCTG----GGGG---CGGATATTGGCCTCCC-GT-TATTT-GCA--TAGC-GGTTGGCCCAAAAGC-GAGTCCCCG-ACGG-ATGGACG-T-CG-CG-GCATTT-TGGT-GGTTGTAAATAA-GCCCTCCAATCGTGCC
15. Eryngium billardieri             ---GCGC--GGTCTGA---GGGG---CGGATAATGGCCTCCC-GTGCATC--GCT--GCGC-GGCTGGCCCAAAAGC-GAGTCCCCGTGCGA-CAGGATG-TACGGCG-GCATG--TGGT-GGTTGTAAAAAG-GCCGTCTCTCAGTGCC
16. Eryngium campestre               ---GCGC--GGTCTGA---GGGG---CGGATAATGGCCTCCC-GTGCATC--GCT--GCGC-GGCTGGCCCAAAAGC-GAGTCCCCGTGCGA-CAGGATG-TACGGCG-GCATG--TGGT-GGTTGTAAAAAG-GCCGTCTCTCAGTGCC
17. Hacquetia epipactia              -ATGCGGTCGGTTGG----GGGG---CGGATAATGGCCTCCCAGTGCTTT--GCG--GCGT-GGTTGGCCCAAAAAC-GAGTCCCCG-ATGA-CATGATG-T-TG-TG-GCATG--TGGT-GGTTGTAAAAAG-GCCGTCTCGTAGTGTC
18. Sanicula rubrifora               -CTGCGCA-AGTTGG----GGGG---CGGATAATGGCCTCCC-GTGCTTT--GTG--ACGT-GGTTGGCCCAAAAAC-GAGTCCCCG-ATGA-CATGATG-T-CG-TG-GCATG--TGGT-GGTTGTAAAAAG-GCCGTCTCGTAGTGTC
19. Physospermum cornubiense         -CTGTGCT-GGTTT-----GGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTGCCTT--GCT--GCGC-GGCTGGTGCAAAAGC-GAGTCTCTG-GTGA-CA GATG-T-TG-TG-ACAT---TGGT-GGTTGTAAAAAG-ACCCTCTTCACTTGTT
20. Komarovia anisosperma            -TTGTGTT-GATTT----CGGGG---CGGATATTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTG--GTGT-GGCTGGCCCAAAAGC-GAGTCTCTG-GCGA-C-AGACG T-TG-CG-ATAT---TTGT-GGTTGTAAAAAG-ACCCTCTTCACTTGTT
21. Bupleurum falcatum               -TTGC----AGTTTGA---GGGGG---CGGAAAGTGACCTCCC-GTGCCTT--GTT--GCGC-GGCTGGTTTAAAAGA-TAGTCTCCG-GAGA-CCGGAAAAA-CG-GA-ACAT---TGGT-GGAAGGCATTACTAACCTCTTGCCATCTT
22. Ferula violacea                  A-TGTTCCTGGTCT----GGGGG---CGGATACTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTT--GCGC-GGCTGGTGCAAAAAT-GAGTCTCTG-GCGA-T-GGACG-T-CA-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAAGAAG-ACCTTCTTGTCTTGTC
23. Ferula tenuisecta                A-TGTTCCTGGTTT----GGGGG---CGGATACTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTT--GCGC-GGCTGGTGCAAAAAT-GAGTCTCTG-GCGA-T-GGACG-T-CG-CG-AGAT---CGGT-GGTTGTAAGAAG-ACCTTCTTGTCTTGTC
24. Laserpitium hispidum             A-TCTTTT-GGTTT----AGGGG---CGGAGATTGGCCTCCC-GTGTCCT--GT---ATGC-GGCTGGCTCAAAAAT-GAGTCTCTG-GTG-AT-GGACA-T-CA-CG-AGAT---CGGT-GGTTGTAAGAAG-ACCTTCTTGTGTTGTT
25. Myrrhis odorata                  ATTTTGTC-GGTTT----GGGGG---CGGACATTAGCCTCCT-GTGCCCT--GTT--GTGC-GGCTGGCGTAAAAAT-GAGTCTATG-GTGA-C-GAATG-T-CG-CG-AGAT---CGGT-GGTTGTAAGAAG-ACCTTCTTGTGTTGTT
26. Chaerophyllum khorossanicum      ATTTTGTT-GGTTT----TGGGG---CGGACATTGGCCTCCT-GTGCCCT--GTG--GTGC-GGCTGGCGCAAAAAT-GAGTCTATG-GCGA-C-GGATG-T-CG-CG-AGAT---CGGT-GGTTGTAAGAAG-ACCTTCTTGTATTGTC
27. Chaerophyllum aromaticum         ATTTTGTT-GGTTT----TGAGG---CGGACATTGGCCTCCT-GTCCCCT--GTG--GTGCTGGCTGGCGCAAAAAT-GAGTCTAAG-GCGA-C-GGATG-T-CG-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAAGAAG-ACCTTCTTGTATTGTC
28. Seseli krylovii                  -TTGTGTC-GGTTT----GGTGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTACCTT--GTC--GTGC-GGTTGGCGGAAAATC-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGACG-T-CG-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTTGTCTTATC
29. Meum athamanticum                -TTGTGAA-GGTTT----GGGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTACCTT--GTT--GTGC-GGTTGGTGGAAAA-C-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGATG-T-CG-CG-AGAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCTTCTTGTCTTGTC
30. Paraligusticum discolor          -TTGTGCC-GGTTT-----GGGG---CGGAAATTGGCCTCCC-GTACCTT--GTC--GTGC-GGTTGGCGGAAAAAC-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGACG-T-CG-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTCGTCTTGTC
31. Angelica sachalinensis           -TTGTGCC-AGTTT-----GGGG---CGGAAATTGGCCTCCC-GTACCTT--GTC--GTGC-GGTTGGCGGAAAAAC-GAGTCTCCG-GCGA-T-GGACG-T-CG-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTTGTCTTGTC
32. Chymsydia colchica               -TTGTGCC-GGTTT-----GGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTACCTT--GTC--GTGC-GGTTGGCGGAAAAAC-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGACG-T-CA-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTTGTCTTGTC
33. Imperatoria ostruthium           -TTGTGCC-GGTTT-----GGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTACCTT--GTC--GTGC-GGTTGGCGTAAAAAC-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGACG-T-CG-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTTGTCTTGTC
34. Peucedanum morisonii             -TTGTGCT-GGTTT----GGGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTACCTT--GTC--GTGC-GGTTGGCGGAAAAAC-GAGTCTYCG-GCGA-C-GGACG-T-CG-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTTGTCTTGTC
35. Prangos pabularia 1              -TTGTGTC-GGTGT----GGGGG---CGGAAATTGGCCTCCC-GTGCCCT--CTT-TGCGC-GGTTGGCGGAAAAGC-GAGTCTCCG-ACGA-C-GGACG-T-CG-TG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTTGTCTTGTC
36. Prangos pabularia 2              -TTGTGTC-GGTGT----GGGGG---CGGAAATTGGCCTCCC-GTGCCCT--CTT-TGCGC-GGTTGGCGGAAAAGC-GAGTCTCCG-ACGA-C-GGACG-T-CG-TG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTTGTCTTGTC
37. Cenolophium denudatum            -TTGTGCC-GGTT-----GGGGG---CGGAAATTGGCCTCCC-GTTCCTA--GTT--GTGC-GGTTGGCGTAAAAGC-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGACG-T-TG-TG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCCTCTTGTCTTGTC
38. Ferulago galbanifera             -CTGTGCC-GGTT-----GGGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTGCCTT--TCT-TGCGC-GGTTGGCGGAAAAGC-GAGTCTCCG-ACGA-C-GGACG-T-CG-TG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-GCCCTCTTGTCTTGTC
39. Smyrniopsis aucheri 1            -CTGTGCC-GGTTT----GGGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTC--GCGC-GGTTGGTTCAAAAGT-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGACG-T-CG-TG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCTTCATGTCTTGTC
40. Smyrniopsis aucheri 2            -CTGTGCC-GGTTT----GGGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTC--GCGC-GGTTGGTTCAAAAGT-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGACG-T-CG-TG-ACAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCTTCATGTCTTGTC
41. Echinophora chrysantha           -CTGTGGT-GGTTT----GGGGG---CGGAAATTGACCTCCC-GTGCCTT-------GTGC-GGTTGGTGCAAAAGC-GAGTCAGCG-GTGA-C-GGACG-C-CT-TG-ACAT---CGAT-GGTTGTAA-AAG-GCCCTCTTGTCTTGTC
42. Levisticum officinale 1          -CTGTGGT-GGGTT----GGGGG---CGGAATTTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTT--GTGC-GGTTGGCGCAAAAGT-GAGTCTTCG-GCGA-T-GGATG-T-CG-TG-ATAT---TGGT-GGTTTTAA-AAG-ACCCTCATGTCTTGTC
43. Levisticum officinale 2          -CTGTGCT-GGGTT----GGGGG---CGGAATTTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTT--GTGC-GGTTGGCGCAAAAGT-GAGTCTTCG-GCGA-T-GGATG-T-CG-TG-ATAT---TGGT-GGTTTTAA-AAG-ACCCTCATGTCTTGTC
44. Pimpinella rhodantha             -CTGTGCC-GGTTT----GGGGG---CGGAAACTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTC--GCGC-GGTTGGTTCAAAAGT-GAGTCTCCG-GCGA-C--GACG T-CG-TG-AGAT---CGGT-GGTTGTAA-AAG-ACCTTCATGTCTTGTC
45. Arafoe aromatica                 --CGTGCC-GGTTT----GGGGG---CGGAAGTTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTC--GCGC-GGCTGGCGCAAAATC-GAGTCTCTG-GCGA-C-GGACG-T-CG-TG-ACAT---YGGT-GGTTATA--AAG-AACCTCTTTCCTTGTC
46. Aegopodium kashmiricum           A-TGTGCT-GGTTT----GTGGG---CGTAAATTGGCCTCCC-GTGCCTT--GTC--GTGC-GGCTGGCACAAAAGC-GAGTTTTCG-ACAA-T-GCTCG-T-CG CG-AGAT---CGGT-GGTTGTAAAAAG-ACC---TTATCTTGTC
47. Falcaria vulgaris                A-TGTTTC-GTTTTT---GGGGG---CGGAAATTGGCCTCCC-GTGCCTT--TTG--GTGC-GGTTGGCACAAATGT-GAGTCTCCG-GCGA-C-GGACG-T-CG-CG-ACAT---CGGT-GGTTGTAAAAAG-ACCTTCTTGTCTTGTC
48. Carum carvi                      C-TATTCC-GGTTT----AGGGG---CGGAAATTGGCCTCCC-GTACCTT--GCG--GTGC-GGATGGCACAAAAGT-GAGTCTCCG-ATGA-C-GGACG-T-CG-TG-AGAT---TGGT-GGTTGTTAAAAG-AACTTCTTGTCTTGTC
```

Fig. 1 (*continuation*).

```
                                    601       611       621       631       641       651       661       671       681       691       701       711
1.  Spiraea x vanhouttei            CGTGCGCTCCCGGTCGC--GTCACGCGGG--------------CTCG-CATAGCGCCT----------CGGCG-CACACA--GTGCG---------GA   GCT  TTC  AACGA
2.  Sorbus aucuparia                -GTGCGCC---TTY-GYC-GCGCTCCGAG--CGCGY-GCGATGCTCG-C-TG--CTCTT-TGCTT--CGGCG------------------------GA---GCT  TTC  AACGA
3.  Aria alnifolia                  -GTGCGCT---TTC-GTC-GCGCCACGAG-GCGCGCTGCGACGCTCG-C-TG--TCCCT-GCCTT--CGGCG------------------------GG---GCT  TTC  AACGA
4.  Sambucus australasicus          -GTGCACCA-ATTC-ATT-GTCCCGGGCA-------------TCGAG-T-TGA-CCCT----GAC-GCGTCGT-------------------CTCCGA---CGT---CGC  TCCGA
5.  Pittosporum tobira              -ATGTGGTC-AAAT-GCC-GCCTAGAGCGA------------TCTCA-TGTGA-CCCT----GTT-GTGCCGT-------------------CCT-GACG--GTG---TGC  TCCGA
6.  Aralia chinensis                -GTGCGGTG-ACCC-GTC-GCCAGCAAAG-------------GCTCT-CATGA-CCCT----GTTAGCGCCGT-------------------CCTCGANNNNNNNNNNNNNNNNNNNN
7.  Aralia elata                    -GTGCGGTG-ACCC-GTT-GCCAGCAAAG-------------GCTCT-CATGA-CCCT----GTT--GCCGT-------------------CCTCGA---CGCG---CGC--TCCGA
8.  Hedera colchica                 -GTG--GTG-CCTC-GCC-AGCA--AGAA--------------CTCT-CGTGA-CCCT----GTT-GAGCCGT-------------------TGTCAA---CGCG---CAC--TCCGA
9.  Eleutherococcus senticosus      -GTACGGTG-GCCC-GTC-GCCAGAAAAA-------------GCTGA-TGTGA-CCCT----GTT-GTGCCGT-------------------CCACGA---CGAG---CAC--TCCGA
10. Hydrocotyle bonariensis         -GTCT-TCG-TAAT-GYC-GTCGGTTGGA-------------TCTCT-TGTGA-CCCG--TGGT--TGCCGT-------------------CCTCGA---CGTG---CGC--TCCGA
11. Hydrocotyle mexicana            -GTGT-TCG-TAAT-GTC-GTCGGTTGGA-------------TCTCT-TGTGA-CCCG--TGGT--GTCCGT-------------------CCTCGA---CGTG---CGC--TCCGA
12. Hydrocotyle vulgaris            -GTGT-ATACGAAC-GTT-GTTGGTTGAA-------------TCTCT-TGTGA-CCCTAT-TGGT------GT-------------------CCT-GA---CGTGGTGCGC--TCCGA
13. Astrantia major 2               -GTG-----------------------CGA-------------GCTGA-TGTGA-CCCTT--AGG---TGCGAC----------------------CGATGGTGTG---CGC--CTCGA
14. Astrantia major 1               -GTG-----------------------CGA-------------GCTCA-TGTGA-CCCTTA-CGGT---GCGAC----------------------CGATGGTGTG---CGC--CTCGA
15. Eryngium billardieri            -GCGT-AAGGCCCC-GTC-GTCGGTGCGA-------------GCTCC-TGTGA-CCCTT--GGGC---GCCAA----------------------C---GCTGTG---CGT-CCTCGA
16. Eryngium campestre              -GCGTCG-GTCCCC-GTC-GTCGGTGCGA-------------GCTCC-TGTGA-CCCTTG-CGGC--GGCCAA----------------------C---GCTGTG---CGT-CCTCGA
17. Hacquetia epipactis             -GCGTCGCCGCCTT-GTC-CCCGGTGCGA-------------TCTGA-TGTGA-CTCTAC-TGGCCCCCCAA----------------AA--------GGTGTG---TGC---TCGA
18. Sanicula rubriflora             -GCGTCGTCGCCTT-GTC-CCCGGTGCGA-------------TCTCA-TGTGA-CCCT-C-TGGCACCCCCAA----------------AA--------GGTGTG---TGC---TCGA
19. Physospermum cornubiense        -GTGT-GAATAGTT-GTC-ACCTTAGCTA-------------GCTCG-AG-GA-CCCTT--TGGC---GCCAC----------------CTA-CTC-----TGTG---CGC--TCCAA
20. Komarovia anisosperma           -GTGC-GTATGCCC-GTC-ACCTTAGCTA-------------GCTCG-AG-GA-CCCTT--TTGT---GCCAT----------------AAA--TG-----TGCA---CGC---TCGA
21. Bupleurum falcatum              -GCTCCGAGT--CC-GTTTACTCT-GTGA-------------GCT-ATAGCGA-CCCTT--TGGC---GCC------------------------TAG----CGTG---CGC---TCAA
22. Ferula violacea                 -GTGT---ATGCCC-GTC-ACCTTA-----------------GCTGA-AG-GA-CCCTT--AGGC---GCGAC----------------AAA-ATG-----TGTGATGCGC--TTCGA
23. Ferula tenuisecta               -GTGT---ATGCCC-GTC-ACCTTAGTCA-------------GCTCA-AG-GA-CCCTT--CGGC---GCGAC----------------AAA-ATG-----TGTGAT-CGC--TTCGA
24. Laserpitium hispidum            -GTGT---ATGCCC-TTA-ACCTTAGTCG-------------ACTCG-AG-GG-CCCTT--AGGCA---CTAC----------------AAA-ATG-----TGTG---CAC--TTCAA
25. Myrrhis odorata 1               -GTGT-GAATGTCC-GTC-ATCTTAGAAC-------------GCTCA-GT-GA-CCCTT--AGCC---GCCAA----------------AAA-CTT-----TTGG---CGC--TTCGA
26. Chaerophyllum khorossanicum     -GTGT-TAATGCTT-GTC-ACCT-AGTAA-------------GCTGA-AT-GA-CCCTT--AGG----GCCAC----------------AAA-CAT-----TGTG---CGC--TTCGA
27. Chaerophyllum aromaticum        -GTGT-TAATGCTC-GTC-ACCTTAGTAA-------------GCTGA-AT-GA-CCCTT--AGG----GCCAC----------------AAA-CAT-----TGTG---CGC--TTCGA
28  Seseli krylovii                 -GCGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGAGC-------------GCTCC-AG-GA-CCCTT--TGGCA--GC-AC----------------ACA-CTC-----TGTG---CGC--TTCGA
29. Meum athamanticum               -GCGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGAGA-------------GCTGC-AG-GA-CCCTT--AGGCA--GC-AC----------------ACA-CTC-----TGTG---CGC--TTCGA
30. Paraligusticum discolor         -GTGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GATCT-AG-GA-CCCTT--AGGCA--GC-AC----------------ACA-CTC-----TGTG---CGC--TTCGA
31. Angelica sachalinensis          -GCGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCA-AG-GA-CCCTT--AGGCA--GC-AC----------------ATA-CTC-----TGTG---CGC--TTCGA
32. Chymsydia colchica              -GTGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCC-AG-GA-CCCTT--AGGCA--GC-AC----------------ACA-CTC-----TGTG---CGC--TTCGA
33. Imperatoria ostruthium          -GTGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCC-AG-GA-CCCTT--AGGCA--GC-AC----------------ACA-CTC-----TGTG---CGC--TTCGA
34. Peucedanum morisonii            -GTGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCC-AG-GA-CCCTT--AGGCA--GC-AC----------------ACA-CTT-----TGTG---CGC--TTCGA
35. Prangos pabularia 1             -GCGT-GAATCCGC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCC-AG-GA-CCCTT--AGGT---GC-AC----------------ACA-CTT-----TGTG---CGC--TTCGA
36. Prangos pabularia 2             -GCGT-GAATCCGC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCC-AG-GA-CCCTT--AGGT---GC-AC----------------ACA-CTT-----TGTG---CGC--TTCGA
37. Cenolophium denudatum           -ACGC-GAATCCGC-GTC-ATCTTAGAGA-------------GCTCT-AG-GA-CCCTT--AGGG---GC-AC----------------ACA-CTC-----TGTG---CAC--TTTGA
38. Ferulago galbanifera            -GCGC-GAATCCTC-GGC-ATCTTAGCGA-------------GCTCC-AG-GA-CCCTT--AGGCA--GC-AC----------------ACA-CTT-----TGTG---CGC--TTCGA
39. Smyrniopsis aucheri 1           -ACGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCG-AG-GA-CCCTC--AGGCA--AC-AC----------------ACA-TCG-----TGTG---CGC--CTCAA
40. Smyrniopsis aucheri 2           -ACGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCG-AG-GA-CCCTC--AGGCA--AC-AC----------------ACA-TCG-----TGTG---CGC--CTCAA
41. Echinophora chrysantha          -GGGT-TAATCCGC-ATC-ATCTTAGCAA-------------GCTCC-GG-GA-CCCTT--GGGCG--GC-AC---------------AAAA-CTT-----TGTG---CCC--CTCGA
42. Levisticum officinale 1         -GCGC-GAATCCGC-GTC-ATCTTAGTGA-------------GCTCT-AG-GA-CCCTT--AGCTG--GC-AC----------------AGA-CTC-----TGTG---CGC--TTCGA
43. Levisticum officinale 2         -GCGC-GAATCCGC-GTC-ATCTTAGTGA-------------GCTCT-AG-GA-CCCTT--AGGTG--GC-AC----------------AGA-CTC-----TGTG---TGC--TTCGA
44. Pimpinella rhodantha            -ACGC-GAATCCTC-GTC-ATCTTAGCGA-------------GCTCG-AG-GA-CCCTCT-TGGCG--GC-AC----------------ACA-TTC-----TGTG---CGC--TCCGA
45. Arafoe aromatica                -ACGC-GAATCC---GTC-AACTTTGAGA-------------GCTCT-AG-GA-CCCTT--AGGTG--GC-AC----------------ACA-CTC-----TGTG---CTC--TCCGA
46. Aegopodium kashmiricum          -GTGC-GAATCCCT-GTC-ACCTTAGAGA-------------GCTCC-AG-GA-TCCTT--AGGC---GCCAC----------------ACA-TTT-----TGTG---CGC--TTTGA
47. Falcaria vulgaris               -GCGC-GAATCCCT-GTC-ACCTTAGCGA-------------GCTCC-AG-GA-TCCTT--AGGC---GCCAC----------------ATG-TTG-----TGTG---CGC--TCCGA
48. Carum carvi                     -ACGT-GAATCCCC-GTC-ATCTTATGGA-------------GATCT-AT-GA-TCCTT--AAGCG--AC-AC----------------ACA-TTG-----TGTG---CGC--TCCAA
```

Fig. 1 (*continuation*).

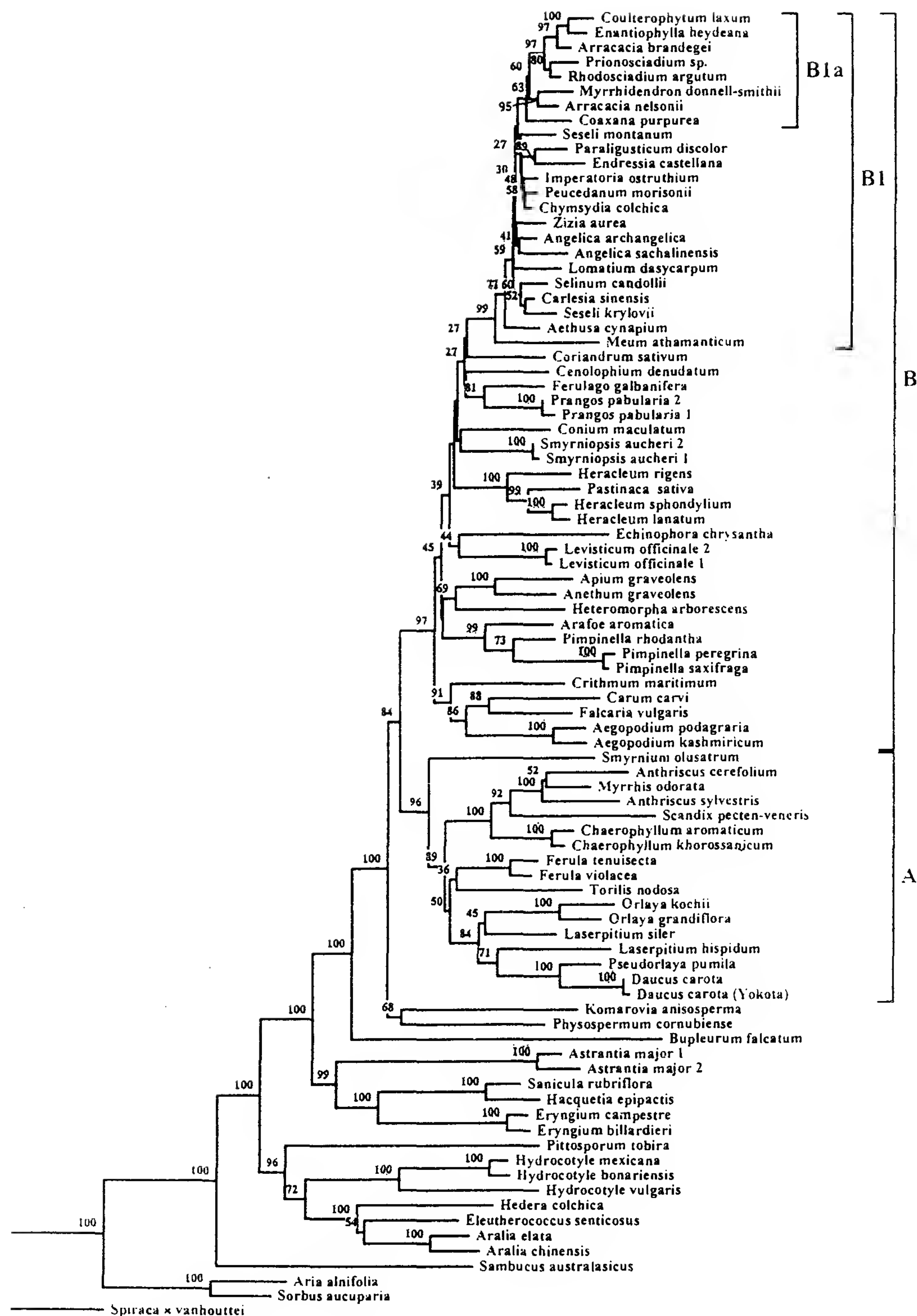


Fig. 2. Neighbour-joining tree of *Umbelliferae* and related groups based on ITS1 + ITS2 sequences.

p-distance matrix with gaps taken into account was used for calculation. Each gap was counted as one nucleotide change irrespective of its length. 100 bootstrap resamplings were used. Bootstrap values greather than 25 % were indicated near the corresponding nodes. *A*, *B*, *B1*, *B1a* — clades in *Apioidaeae* (see explanation in text).

The NJ trees constructed with M. Kimura's (1980) two-parameter method, with and without gap positions included in the analysis, are also very similar to the tree presented in fig. 2. Again, changes in topology occurred only in those regions supported by low bootstrap values. In general, the branches on these trees had lower bootstrap values that corresponding branches on the tree constructed with *p*-distances and gaps taken into account. Fig. 3 illustrates a strict consensus tree where all branches are supported by bootstrap values greater than or equal to 40 % of the 100 bootstrap replicates carried out. In fig. 2, the branches with the highest bootstrap values (98—100 %) are located at the base of the tree. Using *Spiraea* as the root, the confamilial *Aria* and *Sorbus* arise closely as a clade, followed by *Sambucus* (*Sambucaceae*, *Dipsacales*). This close association of *Dipsacales* to *Apiales* is consistent with hypotheses of relationships based on morphological and anatomical data (Тахтаджян, 1987).

The next deepest branch, sister group to *Umbelliferae* subfamilies *Saniculoideae* and *Apioideae*, combines representatives of *Umbelliferae* subfamily *Hydrocotyloideae*, *Araliaceae*, and *Pittosporaceae*. In this clade, *Pittosporum* is basalmost and *Hydrocotyloideae* and *Araliaceae* are sister groups. Many systematists are in agreement that *Umbelliferae* and *Araliaceae* are closely related; some have even suggested that they be combined (Thorne, 1983). Similarly, many have suggested an affinity between these two families and the *Pittosporaceae* (Тахтаджян, 1987).

Subfamily *Hydrocotyloideae* is represented in our study by three species of the single genus, *Hydrocotyle*. Recent phylogenetic analyses of chloroplast DNA *rbc*L (Plunkett et al., 1996a), *mat*K (Plunkett et al., 1997), and *rpo*C1 intron (Downie et al., 1996, 1998) sequences also reveal the heterogeneity of this subfamily, with some members allied with *Araliaceae* and others falling as sister to the clade of *Apioideae* + *Saniculoideae*. Additional species from subfamily *Hydrocotyloideae* must be sampled in order to clarify further these issues of relationships.

Our study reveals that subfamilies *Apioideae* and *Saniculoideae* are each monophyletic and are sister taxa. Within *Saniculoideae*, all subdivisions are supported by bootstrap values of 100 %, and of the four genera examined, *Astrantia* is most basal. *Sanicula* is sister to *Hacquetia*, and this clade is sister to *Eryngium*.

Of the 70 species we have examined of subfamily *Apioideae*, the genus *Bupleurum* occupies the most basal position. Its ITS sequences are highly diverged, and the branch leading to *Bupleurum* is the longest in the trees. Indeed, other representatives of this genus that have been considered in previous analyses of ITS sequences could not be aligned unambiguously with any included taxon (Downie, Katz-Downie, 1996; Katz-Downie et al., 1998). Excluding *Bupleurum* from the data matrix and rerunning the analysis makes no difference; the resulting tree topology is the same as when it is included. We cannot offer explanations as to why the ITS region of *Bupleurum* is so divergent. It is intriguing to note, however, that this high molecular divergence parallels that seen in its morphology. These plants are quite unusual in the subfamily, with many members of the North Temperate zone having grass-like entire leaves with parallel venation.

Traditionally, *Bupleurum* has been classified in tribe *Apieae* because of its *Carum*-like fruits. C. Sprengel (1820) erected tribe *Bupleureae*, having treated this taxon previously as the separate family *Bupleuraceae* Spreng. (validated by L. Pfeiffer (1873)). More recently, M. T. Cerceau-Larrival (1962) placed *Bupleurum* in its own subfamily, *Bupleuroideae*, based on pollen and seedling characters. In the studies of G. Plunkett et al. (1996a) and Downie et al. (1996, 1998), the genus *Heteromorpha* arises most basal within *Apioideae*. In Plunkett et al. (1996b, 1997), this position goes to *Bupleurum*, although *Heteromorpha* is only one node removed. In our study, *Heteromorpha* arises, rather unexpectedly, alongside the genera *Apium* and *Anethum*, well away from the base of the subfamily and the genus *Bupleurum*. It is intriguing that the evidence from chloroplast DNA suggests a basal position for *Heteromorpha*, whereas the nuclear data suggest that this woody species is highly derived. Additional species of *Heteromorpha* will be sampled in order to begin to resolve this discrepancy.

The next basal most clade in the subfamily unites, albeit weakly, *Komarovia* with *Physospermum*. These results are similar to those inferred for the subfamily using chloroplast *rpo*C1 intron sequences (Downie et al., 1998), but different to those inferred using ITS sequences when a subset of the datamatrix presented herein is considered (Pimenov et al., 1998).

The remaining members of subfamily *Apioideae* comprise two well-supported major clades, and are identified as sister groups *A* and *B* in figs. 2 and 3. Within each of these clades bootstrap values are generally quite low, although some branches are supported by values over 70 %. In general, many of the relationships inferred do not correspond to any existing system of classification for the subfamily. Few groupings, however, do correspond to traditional tribes or subtribes based on morphological characters. Included here is the group of *Scandix*, *Anthriscus*, *Myrrhis*, and *Chaerophyllum*, conforming with the Sprengel's tribe *Scandiceae* or Tausch's subtribe *Scandicinae*, and the group of *Heracleum* and *Pastinaca*, conforming to the tribe *Pastinaceae* Koso-Pol., revised by I. Mandenova (Манденова, 1959). The correct name for the latter is *Tordylieae* W. D. J. Koch.

Based on these results, we do not see much support for Drude's (1897—1898) system, especially the division of the subfamily into larger tribes, such as *Smyrnieae*, *Peucedaneae*, and *Apieae* (*Ammineae*). These tribes were delimited solely on the basis of morphology, with much emphasis put on carpological characters. Several additional but smaller tribes were separated based on the presence of single, unique characters. For example, *Echinophoreae* Benth. was erected because of its very specialized flower, *Pyramidoptereae* Boiss. — for its pyramidale fruits and fusion of its mericarp ribs with sepals, *Coriandreae* W. D. J. Koch — for its coelospermous seeds and sclerified mesocarp, and *Laserpitieae* Benth. — for its secondary mericarp ribs. Even the three largest tribes within the subfamily (i. e., *Smyrnieae*, *Peucedaneae*, and *Apieae*) were recognized on the basis of a limited number of not very unusual carpological characters. For example, all genera with campylospermous and non-elongate fruits were referred to *Smyrnieae* Spreng., all genera with enlarged marginal mericarp ribs and platyspermous fruits — to *Peucedaneae* Dumort., and all genera with platyspermous fruits with similar dorsal and marginal ribs — to *Apieae*. Drude's system has been criticized by many *Umbelliferae* systematists, and especially by B. Koso-Poljansky (1916). Nevertheless, the Drude's system remains quite popular simply because of the lack of a better alternative.

Tribe *Smyrnieae*, independently recognized by Sprengel (1820) and W. Koch (1824), is one of the largest tribes recognized by Drude (1897—1898). It contains 29 genera distributed in both the Old and New World. When compared with the other two tribes bearing campylospermous fruits, e. g. *Caucalideae* and *Scandiceae*, *Smyrnieae* is quite artificial (Shneyer et al., 1992). Nevertheless, it has been adopted in such great «floras», as «Flora of the USSR» (Шишкин, 1950) and «Flora Reipublicae Popularis Sinicae» (Shan, Sheh, 1979). M. Pimenov and M. Leonov (1993) recognized 52 genera with 330—340 species in the tribe, whereas others, recognized fewer. For example, G. Bentham (1867) transferred *Magydaris*, *Cachrys*, and *Prangos* to tribe *Seseleae* W. D. J. Koch subtribe *Cachrydeae* (*Cachrydinae* Meissn.). Koso-Poljansky (1916), taking an extreme view, recognized only *Prangos*, *Conium*, and *Smyrnium* in *Smyrnieae*, but also erected several new tribes (such as *Lecokieae* Koso-Pol., *Magydareae* Koso-Pol., and *Hippomaranthreae* Koso-Pol.). More recently, K. Rechinger (1987) treated *Smyrnieae* in a narrow sense, including only *Smyrnium* and *Smyrniopsis* (which, according to our data, are not very closely related). Serotaxonomic investigations have shown clearly that the genera of tribe *Smyrnieae* do not form a monophyletic group (Shneyer et al., 1992). In fact, they comprise at least five independent and not very closely related groups, with the largest among them being the *Prangos* group and the *Physospermum*—*Pleurospermum* group. In our investigation, *Smyrnieae* Spreng. emend Drude were represented by the following taxa: *Prangos pabularia*, *Smyrniopsis aucheri*, *Conium maculatum* L. *Physospermum cornubiense*, and *Smyrnium olusatrum* L. They are widely dispersed in our phylogenetic trees. The closest relative to *Prangos* appears to be *Ferulago*, a result in accordance with

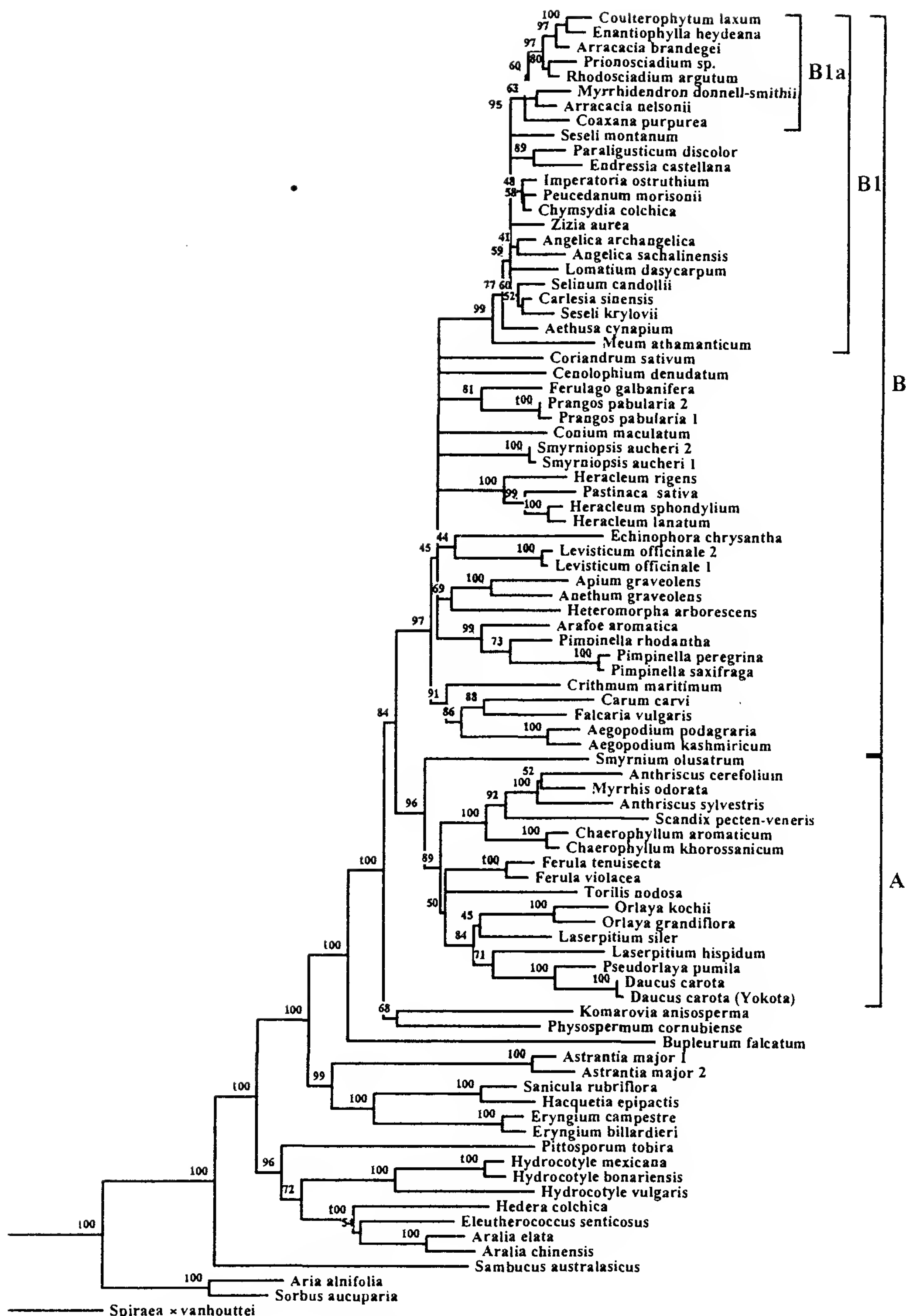


Fig. 3. 40 % bootstap proportion consensus neighbour-joining tree of *Umbelliferae* and related groups based on ITS1 + ITS2 sequences.

p-distance matrix with gaps taken into account was used for calculation. Each gap was counted as one nucleotide change irrespective of its length.

our immunochemical studies (Шнеер и др., 1991; Shneyer et al., 1992). This relationship is also supported, in part, on the basis of coumarin phytochemistry (Пименов. 1971; Murray et al., 1982). Two other members of tribe *Smyrnieae* are *Smyrniopsis* and *Conium*. These taxa form a clade far away from *Smyrnium*, the type genus of the tribe. The separation of *Conium* from *Smyrnium* finds support in earlier classificatory systems. For example, Cerceau-Larrival (1962) erected the independent tribe *Conieae* Cerceau-Larrival but, unfortunately, did not describe it according to the rules of the International Code of Botanical Nomenclature. In the immunochemical studies of V. Shneyer et al. (1992), *Conium* occupied an isolated position. It did however, demonstrate a low similarity with *Coriandrum* and *Bifora* (both *Coriandreae* W. D. J. Koch). This affinity was not confirmed in the present study using ITS sequences.

The genus *Levisticum*, previously referred to *Angelicinae* (Drude, 1897—1898), *Peucedaneae* (Koso-Poljansky, 1916), or *Capnophylleae* (Cerceau-Larrival, 1962), unites with *Echinophora* (fig. 1), albeit its weak bootstrap support. This association is also very surprising. *Echinohora* is a member of the small and isolated tribe *Echinophoreae* Benth., whose members are characterized by possessing an unusual umbel structure with a single sessile, fertille, hermaphrodite, central flower. The fruit is unusual in being enclosed by the hardened bracteoles and stalks of the male flowers. Most taxonomists (Bentham, 1867; Drude, 1897—1898; Cerceau-Larrival, 1962; Hedge, Lamond, 1973, etc.) recognized the tribe as isolated, whereas Koso-Poljansky (1916) referred it, without reason, to *Scandiceae—Scandicinae*. *Echinophoreae* consists of six genera, distributed mainly in the Mediterranean region (Hedge, Lamond, 1973, 1978). Our results indicate that *Echinophoreae* (at least, *Echinophora*, the type of the tribe) allies with representatives from *Smyrnieae*, *Apieae*, and *Peucedaneae*, despite its anomalous morphology. This result demonstrates that by placing undue reliance on some unusual morphological character, the taxonomy of the group can be confused.

The core tribe of *Apioideae*, and of all *Umbelliferae*, is the *Apieae* (*Ammineae* Spreng.). It is the largest tribe in the family. In this tribe, Drude (1897—1898) recognized 89 genera and divided them into two subtribes: *Carinae* Drude and *Seselinae* Tausch. Recently, Pimenov and Leonov (1993) recognized 189 genera and 1330—1400 species in *Apieae*. Because the tribe is so large and our sampling sparse, the relationships within it are unclear. Drude's subtribes are clearly unnatural and have been used infrequently in subsequent treatments of the family. In the past we (Лаврова и др., 1987; Pimenov, Leonov, 1993) recognized the small subtribe *Foeniculinae* Dumort., being approximately equivalent to «*Ligusticum*-Verwandtschaftkreis» of G.-H. Leute (1969, 1970), but now realize that this group cannot easily be separated from other *Apieae* even on the morphological ground. In present studies we have included such genera of subtribe *Foeniculinae* as *Paraligusticum*, *Endressia*, *Cenolophium*, *Arafoe*, *Ligusticum*, and *Meum*. In our study, *Paraligusticum* is allied with *Endressia*, and this clade is related to some *Peucedaneae*. *Cenolophium* occupies a rather isolated position, showing a weak relationship with *Prangos* and *Ferulago*. *Arafoe aromatica* (formerly *Ligusticum arafoe* Albov) appears to be allied closely with *Pimpinella*, and the location of *Meum* in the trees appears to be somewhat isolated. The unnaturalness of subtirbe *Foeniculinae* is demonstrated further using chloroplast DNA *rbc*L sequences (Kondo et al., 1996; Downie et al., 1998), where its members are widely distributed throughout the subfamily and were the genus *Ligusticum* is clearly polyphyletic.

Although we have included 19 genera of *Apieae* in our investigation, this number is quite small compared to the 189 genera listed in the tribe. This sparse sampling does not allow the phylogenetic structure of this tribe to be revealed. Nevertheless, it is clear that the genera we have sampled do not form a monophyletic group, being dispersed widely among other *Apioideae*. This is not surprising; the fruit characters defining this tribe are all rather unspecialized and, therefore, into this group has been placed all those species that cannot be placed comfortably into the other tribes.

It is apparent in figs. 2 and 3 that many *Apieae* genera show close affinities with members of tribes *Smyrnieae* and *Peucedaneae*. Other clades consist of *Apieae* repre-

sentatives only, such as the *Carum—Falcaria —Aegopodium* clade, and the *Pimpinella—Arafoe* clade. The relationships within each of these two clades, however, are surprising. For example, the predicted close relationship between *Aegopodium* and *Pimpinella* was not confirmed by our results.

Tribes *Scandiceae* Spreng. and *Caucalideae* Spreng. are maintained as distinct in our analyses. We have examined members of the former include *Anthriscus*, *Myrrhis*, *Scandix*, and *Chaerophyllum*, and members of the latter unclude *Daucus*, *Pseudorlaya*, *Orlaya*, and *Torilis*. Surprisingly, the genus *Ferula* (or at least, *F. tenuisecta* and *F. violacea*) may occupy a basal position in *Caucalideae*. The genus *Laserpitium* also appears to be nested within *Caucalideae*. In some ways, the relationships seen here in *Caucalideae* are parallel those of Heywood (1978) in showing an affinity between *Dauceae* and *Caucalideae*. In other ways, the relationships support the treatments of Drude (1897—1898) and Tamamschjan (Тамамшян, 1947) in suggesting a close relationship between *Laserpitium* and *Daucus*.

Since the time of E. Boissier (1844, 1872), *Smyrniopsis* was regarded ad belonging to tribe *Smyrnieae*. Rechinger (1987) treated it as the closest relative to *Smyrnium*, almost following Bentham's (1867) inclusion of *Smyrniopsis* into *Smyrnium*. With some hesitation, Koso-Poljansky (1916) places *Smyrniopsis* near *Careae* subtribe *Carinae*, i. e., far away from *Smyrnieae*. S. Tamamschjan (Тамамшян, 1945) used carpological characters to demonstrate the heterogeneity of *Smyrnieae* but did not find an association for *Smyrniopsis* s. str. among Koso-Poljansky's tribes *Smyrnieae* s. str. and *Crithmeae*. She believed that *Smyrniopsis* might best be placed between *Crithmeae* and *Seselinae—Carinae*. This relationships was regarded as doubtful by N. Pervuhina (Первухина, 1947), because of the peculiar secretory system of *Smyrniopsis*, consisting of short cavities. In the immunochemical studies (Шнеер и др., 1991), *Smyrniopsis* appears to be one of the closest relatives to *Prangos*.

In our analysis, *Smyrniopsis* falls into a region of the tree that is poorly resolved (Cluster *B*; fig. 2). This cluster includes representatives of Drude's *Smyrnieae* (*Smyrniopsis*, *Prangos*, and *Conium*) and tribes *Apieae* (including the type genus of the tribe *Apium*), *Peucedaneae*, *Tordylieae*, *Coriandreae* and *Echinophoreae*. These tribes are not regarded traditionally as being closely related to *Smyrnieae*. In contrast, the other campylospermous tribes, *Caucalideae* and *Scandicieae*, are placed in cluster *A*. Our results serve to confirm the heterogeneity of tribe *Smyrnieae*, and the need for its radical reclassification.

From a morphological viewpoint, the members of tribe *Peucedaneae* appear to be more similar to one another than the members belonging to tribe *Smyrnieae*. This was confirmed, in part, by the immunochemical studies of Shneyer et al. (1995). *Peucedaneae* has been accepted by Koch (1824), A.-P. DeCandolle (1830), Bentham (1867) and Drude (1897—1898). Drude treated *Peucedaneae* in its broadest sense, recognizing three subtribes (*Angelicinae* Tausch, *Ferulinae* Drude, and *Tordyliinae* Drude) which were often regarded as independent tribes. We note here that Drude's nomenclature must be corrected. If we consider these three subtribes as separate tribes, their proper names are *Angeliceae* W. D. J. Koch, *Peucedaneae* Dumort., and *Tordylieae* W. D. J. Koch. However, if *Peucedanum* and *Angelica* are referred to the same tribe (as ourr ongoing studies seem to suggest), the tribal name *Angeliceae* must be given priority over the name *Peucedaneae* (Pimenov, Constance, 1985).

As just stated, the ITS data we have obtained also reveals an affinity between *Angelica* and *Peucedanum* s. str. Both of these genera fall within cluster *B1* (figs. 2 and 3). This cluster is well supported (with a bootstrap value of 99 %) in both this study and the study of Downie and Katz-Downie (1996). Resolution within this clade, however, is weak. In addition to these two genera, this group includes some genera closely related to *Angelica* (*Chymsydia*) or to *Peucedanum* (*Imperatoria*). It also includes a set of genera that has traditionally been treated as members of tribe *Apieae* (e. g., *Seseli* and *Paraligusticum*).

A number of New World genera (*Coaxana*, *Enantiophylla*, *Arracacia*, *Prionosciadium*, *Rhodosciadium*, *Coulterophytum*, and *Myrrhidendron*), endemic to Mexico and neighbo-

uring Central America, comprise a clade (identified as cluster *B1A* in figs. 2 and 3) with moderate bootstrap support. These taxa have been identified as monophyletic in two previous studies (Downie, Katz-Downie, 1996; Katz-Downie et al., 1998).

The genus *Ferula*, represented in our study by two species from different sections, allies unexpectedly with members of *Caucalideae* and *Scandiceae* in cluster *A*. *Ferula* has been traditionally classified in tribe *Peucedaneae*. The isolation of *Ferula* from other members of *Peucedaneae* has already been revealed using immunochemical distance data (Shneyer et al., 1995). In particular, *Ferula* is not close to *Ferulago*, as suggested by Drude (1897—1898), and our results support, in part, Cerceau-Larrival's (1962) placement of these two genera in distantly related tribes from different subfamilies. The placement of *Ferula tenuisecta* and *F. violacea* in cluster *A* is indeed a surprise; we will be studying these relationships further in a subsequent study.

Conclusions

Our analysis of 79 accession of *Umbelliferae*, representing 58 genera from primarily the Old World and from all three subfamilies, reveals the following.

1. Subfamilics *Apioideae* and *Saniculoideae* are each monophyletic and are sister taxa.

2. Subfamily *Hydrocotyloideae*, represented by only the genus *Hydrocotyle*, is more closely allied to *Araliaceae* than to *Apioideae* + *Saniculoideae*. As a result, the monophyly of *Umbelliferae*, as traditionally circumscribed, is dubious.

3. The majority of accepted tribes in subfamily *Apioideae*, including the largest tribes *Smyrnieae*, *Apieae*, and *Peucedaneae*, do not form natural groups.

4. Based on our analysis of these ITS data there is little resolution of relationships within *Apioideae*, with few exceptions. Large polytomies abound within *Apioideae*, resulting in more of a phylogenetic «shrub» than a phylogenetic tree.

5. The carpological characters traditionally used as the basis for *Umbelliferae* taxonomy, such as form of the endosperm ventral surface (campylospermy versus orthospermy) and the general outline of fruit cross section (dorsally compressed verses laterally compressed or not at all compressed), correlate very weakly or not at all to the results of our phylogenetic analysis. These morphological characters cannot be used as indicators of relationships at the tribal and subtribal levels.

6. As also observed in Katz-Downie et al. (1998), there is a good correlation between the results of immunochemical investigations of seed storage proteins and many of the groups inferred herein using ITS data.

Our results, as those of Downie and Katz-Downie (1996), Downie et al. (1996, 1998), Plunkett et al. (1996a, 1996b, 1997), and Katz-Downie et al. (1998), reveal that the taxonomy of *Umbelliferae* requires radical change. Drude's (1897—1898) system of classification for the family, now a century old, needs drastic revision, as do all other existing systems. It is clear that studies of morphology alone cannot serve to resolve relationships within the group; this will have to be achieved by our continued analyses of molecular data.

The authors thank Prof. A. S. Antonov for helpful critical comments.

This study was supported by Russian Foundation for Fundamental Investigations (projects 97-04-50016 and 95-04-11252a) and by an International supplement to National Science Foundation USA (NSF) (grant DEB-9407712).

LITERATURE CITED

Боброва В. К., Горемыкин В. В., Троицкий А. В. и др. Молекулярно-биологические исследования происхождения покрытосеменных растений // Журн. общей химии. 1995. Т. 56. № 6. С. 645—661.

Вальехо-Роман К. М., Антонов А. С., Камалетдинова М. А. Анализ филогенетических отношений некоторых родов зонтичных методом гибридизации ДНК // ДАН СССР. 1982. Т. 262. № 3. С. 749—753.

Вальехо-Роман К. М., Антонов А. С., Пименов М. Г. Гомологии в ДНК зонтичных подсемейств *Apioideae* // ДАН СССР. 1979. Т. 245. № 4. С. 1021—1024.

Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Девяткова Г. Н. Использование кластер-анализа для выяснения таксономических отношений видов подтрибы *Foeniculinae* (*Umbelliferae*) флоры СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 25—38.

Манденова И. П. Материалы по систематике трибы *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden. (*Umbelliferae—Apioideae*) // Тр. Тбилис. бот. ин-та. 1959. Т. 20. С. 3—57.

Первухина Н. В. Материалы к изучению анатомии плодов зонтичных (виды рода *Smyrniopsis*) // Сов. ботаника. 1947. Т. 15. № 1. С. 27—31.

Пименов М. Г. Перечень растений — источников кумариновых соединений. Л., 1971. 200 с.

Тамамшян С. Г. О малоизвестном роде *Smyrniopsis* Boiss. из сем. зонтичных // Изв. АН АрмССР. 1945. № 5-6. С. 47—62.

Тамамшян С. Г. К карпологической характеристике рода *Astrodaucus* Drude и некоторых кавказских *Caucalinae* и *Daucinae* // Сов. ботаника. 1947. Т. 15. № 4. С. 199—212.

Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Шишкин Б. К. *Smyrnieae* Koch // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 202—273.

Шнеер В. С., Борщенко Г. П., Пименов М. Г., Леонов М. В. Серологическое исследование межродовых отношений в *Apioideae* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 2. С. 245—257.

Antonov A. S., Valiejo-Roman K. M., Pimenov M. G., Beridze N. A. Non eqiuvalency of genera in Angiospermae: evidence from DNA hybridization studies // Plant Syst. Evol. 1988. Vol. 161. N 3-4. P. 155—168.

Baldwin B. G. Phylogenetic utility of the transcribed spacers of nuclear ribosomic DNA in plants: an example from the *Compositae* // Molecul. Phylogen. Evol. 1992. Vol. 1. P. 3—16.

Baldwin B. G., Sanderson M. J., Porter J. M. et al. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence of angiosperm phylogeny // Ann. Missouri Bot. Gard. 1995. Vol. 82. N 2. P. 247—277.

Bentham G. Umbelliferae // G. Bentham, J. Hooker. Genera plantarum. Londii, 1867. Vol. 1. P. 859—893.

Boissier E. Smyrniopsis // Plantae Aucherianae. Ann. Sci. Nat. sér. 3. 1844. T. 2. P. 72.

Boissier E. Smyrniopsis // Flora orientalis. Genevae; Basiliae, 1872. T. 2. P. 927—929.

Cerceau-Larrival M.-T. Plantules et pollen d'Ombellifères // Mém. Mus. Hist. Nat. sér. B. 1962. N. 14. P. 1—164.

Chase M. W., Soltis D. E., Olmstead R. G. et al. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from plastid gene rbcL // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. P. 528—580.

DeCandolle A.-P. Umbelliferae // Prodromus systematis naturalis. Parisiis, 1830. T. 4. P. 55—250.

Downie S. R., Katz-Downie D. S. A molecular phylogeny of *Umbelliferae* subfamily *Apioideae*: evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 82. N 2. P. 234—251.

Downie S. R., Katz-Downie D. S., Kyung-Jin Cho. Phylogenetic analysis of *Umbelliferae* subfamily *Apioideae* using nucleotide sequences from the chloroplast *rpo*C1 intron // Molecul. Phylogen. Evol. 1996. Vol. 6. N 1. C. 1—18.

Downie S. R., Palmer J. D. Restriction site mapping of the chloroplast DNA inverted repeat: a molecular phylogeny of *Asteridae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. Vol. 79. N 2. P. 266—283.

Doyle J. J., Doyle J. L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochemistry Bulletin. 1987. Vol. 19. P. 11—15.

Drude O. Umbelliferae // A. Engler, K. Prantl. (Eds.). Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897—1898. Bd 3. Hf 8. S. 63—250.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. N 4. P. 783—791.

Hamby K. R., Zimmer E. A. Ribosomal RNA as a phylogenetic tool in plant systematics // Molecular systematics of plants. Ed. by P. S. Soltis, D. E. Soltis, J. J. Doyle. New York, 1992. P. 50—91.

Hedge I. C., Lamond J. M. A review of the tribe *Echinophoreae* (*Umbelliferae*) // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1973. Vol. 32. N 2. P. 167—188.

Hedge I. C., Lamond J. M. Further notes on *Umbelliferae—Echinophoreae* // Notes Roy. Bot. Gard. Eding. 1978. Vol. 37. N 1. P. 61—66.

Heywood V. H. Multivariate taxonomic synthesis of the tribe *Caucalideae* // A.-M. Cauwet-Marc., J. Carbonier. (Eds.). Les Ombellifères. Contributions pluridisc. Systémat. Perpignan, 1978. P. 727—736.

Jansen R. K., Holsinger K. E., Michaels H. J., Palmer J. D. Phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site data at higher taxonomic levels: an example from the *Asteraceae* // Evolution. 1991. Vol. 44. P. 2089—2105.

Jansen R. K., Palmer J. D. A chroroplast DNA invertion marks an ancien evolutionary split in the sunflower family (*Asteraceae*) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1987. Vol. 84. P. 5818—5822.

Jeffrey C. Compositae systematics 1975—1993. Developments and Desiderata // Advances in *Compositae* Systematics (Ed. by D. J. Hind, C. Jeffrey, G. V. Pope). Kew, 1995. P. 3—21.

Katz-Downie D. S., Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. I. et al. Towards a molecular phylogeny of *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: additional information from nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Plant Syst. Evol. 1998. (Submitted).

Kim K.-J., Jansen R. K., Wallace R. C. et al. Phylogenetic implications of *rbc*L sequence variation in the *Asteraceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1992. Vol. 79. P. 428—445.

Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. 1980. Vol. 16. P. 111—120.

Koch W. D. J. Generum tribuumque plantarum umbelliferarum nova dispositio // Nova Acta Acad. Leop-Carol. 1824. T. 12. P. 55—156.

Kondo K., Terabayashi S., Okada M. et al. Phylogenetic relationship of medicinally important *Cnidium officinale* and Japanese *Umbelliferae* based on *rbc*L sequences // J. Plant Res. 1996. Vol. 109. P. 21—27.

Koso-Poljansky B. Sciadophytorum systematis lineamenta // Bull. Soc. Nat. Mosc. N.s. 1916. T. 29. P. 93—221.

Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung Ligusticum L. [Umbelliferae]. I Teil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1969. Bd 73. S. 55—98.

Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). II. Teil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1970. Bd 74. S. 457—519.

Murray R. D. H., Mendez J., Brown S. A. The natural coumarins. Occurrence, chemistry and biochemistry. New York, 1982.

Nickrent D. L., Soltis D. E A comparison of angiosperm phylogenies from nuclear 18S *r*DNA and *rbc*L sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1995. Vol. 82. P. 208—234.

Olmstead R. G., Palmer J. D. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 9. P. 1205—1224.

Pfeiffer L. Nomenclator botanicus. Cassel, 1873. Bd 1.

Pimenov M. G., Constance L. Nomenclature of suprageneric taxa in *Umbelliferae / Apiaceae* // Taxon. 1985. Vol. 34. P. 493—501.

Pimenov M. G., Leonov M. V. The genera of the *Umbelliferae*. A nomenclator. Kew, 1993.

Pimenov M. G., Shneyer V. S., Valiejo-Roman K. M. et al. *Komarovia* Korovin: a multidisciplinary study of a genus of uncertain position // Komarovia (St. Petersburg). 1998. Vol. 1. P. 000—000.

Plunkett G. M., Soltis D. E., Soltis P. S. Higher level relationships of *Apiales* (*Umbelliferae* and *Araliaceae*) based on phylogenetic analysis of *rbc*L sequences // Amer. J. Bot. 1996a. Vol. 83. P. 499—515.

Plunkett G. M., Soltis D. E., Soltis P. S. Evolutionary patterns in *Apiaceae*: inferences based on *mat*K sequence data // Syst. Bot. 1996b. Vol. 21. P. 477—495.

Plunkett G. M., Soltis D. E., Soltis P. S. Clarification of the relationship between *Apiaceae* and *Araliaceae* based on *mat*K and *rbc*L sequence data // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 565—580.

Rechinger K. H. Smyrnieae // Flora Iranica. Graz, 1987. Lg. 162. P. 163.

Saitou N., Nei M. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 406—425.

Shan RenHwa, Sheh MengLan. (Eds.). *Umbelliferae* // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. 1979. Vol. 55. Pt 1.

Shneyer V. S., Borschtschenko G. P., Pimenov M. G., Leonov M. V. The tribe *Smyrnieae* (*Umbelliferae*) in the light of serotaxonomical analysis // Plant Syst. Evol. 1992. Vol. 182. P. 135—148.

Shneyer V. S., Borschtschenko G. P., Pimenov M. G. Immunochemical appraisal of relationships within the tribe *Peucedaneae* (*Umbelliferae*) // Plant Syst. Evol. 1995. Vol. 198. P. 1—16.

Soltis D. E., Soltis P. S., Nickrent D. L. et al. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1997. Vol. 84. P. 1—49.

Sprengel C. Umbelliferae // Schultes J. A. (Ed.). Systema vegetabilium. Stuttgardiae, 1820. T. 6. P. XXIX—LX, 314—628.

Thorne R. F. Proposed new realignments in the angiosperms // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 85—117.

Troitsky A. V., Bobrova V. K. 23S *r*RNA-derived small ribosomal RNAs: their structure and evolution with references to plant phylogeny // DNA systematics. Ed. by S. K. Dutta. Vol. 2. Plants. Boca Ration, Florida, 1986. P. 137—170.

Troitsky A. V., Melekhovets Yu. F., Rakhimova G. M. et al. Angiosperm origin and early stages of seed plant deduced from *r*RNA sequence comparisons // J. Mol. Evol. 1991. Vol. 32. P. 253—261.

Van de Peer Y., De Wachter R. TREECON for Windows: a software package for the construction and drawing of evolutionary trees for the Microsoft Windows environment // Comput. Applic. Biosci. 1994. Vol. 10. P. 569—570.

White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // PCR protocols: a guide to methods and applications. Ed. by M. A. Innis, D H. Gelfand, J. J. Sninsky, T. J. White. San Diego, CA, 1990. P. 315—322.

Yokota Y., Kawata T., Iida Y. et al. Nucleotide sequences of the 5.8S *r*RNA gene and internal transcribed spacer regions in carrot and broad bean ribosomal DNA // J. Mol. Evol. 1989. Vol. 29. P. 294—301.

Zharkikh A. A., Rzhetsky A. Yu., Morozov P. S. et al. VOSTORG: package of microcomputer programs of phylogenetic analysis // Modelling and computer methods in molecular biology and genetics. Abstracts of the International Conference. Novosibirsk, 1990. P. 217—218.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
University of Illinois
Urbana-Champaign, USA

Received 8 XII 1997

РЕЗЮМЕ

Проведено определение последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS1 и ITS2) 18S-26S ядерной рДНК, выделенной из 79 видов 58 родов *Umbelliferae*, относящихся ко всем трем подсемействам зонтичных. Филогенетические деревья были построены на основании этих данных методом «ближайшего соседа». Полученные схемы отношений таксонов кардинально отличаются от всех ранее предложенных классификаций семейства. В целом филограмма имеет форму, скорее, куста, чем подлинного дерева. Монофилия семейства не подтвердилась из-за значительной дивергенции *Hydrocotyloideae* от подлинных зонтичных. *Hydrocotyloideae* (в настоящей работе представлены одним родом *Hydrocotyle*) ближе к *Araliaceae* и *Pittosporaceae*, чем к *Apioideae* и *Saniculoideae*. Монофилия двух последних таксонов подтверждена, но большинство триб *Apioideae* не оказались монофилетическими. Исключением являются только *Scandiceae*, *Caucalideae* и *Tordylieae*. Систематика семейства нуждается в радикальном пересмотре.

УДК 581.5 (470.22)

© Г. А. Елина, В. Янковска, О. Л. Кузнецов

РЕКОНСТРУКЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ ГОЛОЦЕНА ПААНАЯРВСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА (КАРЕЛИЯ) ПО ДАННЫМ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО И ПЛАНКТОННОГО (*ALGAE, FUNGI, RHIZOPODA, ROTATORIA*) АНАЛИЗОВ

G. A. ELINA, V. JANKOVSKA, O. L. KUZNETSOV. RECONSTRUCTIONS OF VEGETATION AND NATURE CONDITIONS FOR HOLOCENE OF PAANAJARVI NATIONAL PARK ON THE BASE OF PALYNOLOGICAL AND PLANKTON (*ALGAE, FUNGI, RHIZOPODA, ROTATORIA*) ANALYSES

Динамику растительности и климата голоцена территории Паанаярвского национального парка изучали с помощью комплекса сопряженных методов (геоботанических, болотоведческих, палеоботанических, палинологических и радиоуглеродных). Среди палеоботанических методов впервые использован анализ целого ряда живых организмов: *Algae, Fungi, Rhizopoda, Rotatoria*. Для повышения достоверности реконструкций были привлечены литературные данные по субрецентным спектрам всех основных типов местообитаний, по которым получены коэффициенты их соотношения с растительностью. В результате установлены временные рамки стадий развития зональной и локальной палеорастительности. Они получены при непосредственном определении абсолютного возраста (по ^{14}C) или расчетным методом — по величине прироста торфа. Показано, что леса были господствующим типом уже в середине бореального периода — 8500 лет назад (л. н.). Происходили следующие смены: северотаежные сосновые леса в сочетании с редкостойными березовыми (8500—8000 л. н.) → северотаежные березово-сосновые леса (8000—7200 л. н.) → среднетаежные сосновые леса (7200—5200 л. н.) → среднетаежные еловые леса с редкими сосняками (5200—2500 л. н.) → северотаежные еловые леса с отдельными массивами сосняков (2500 л. н. — настоящее время). Этапы развития лесной и болотной растительности скоррелированы с изменениями гидрологического режима и климата. Показаны возможности реконструкции режима праозера по составу водорослей и других организмов.

Паанаярвский национальный парк, расположенный на северо-западе Карелии, специфичен по своим природным характеристикам и растительности. Подробное его изучение проводится лишь в последние годы (Паанаярвский..., 1993; Huttunen, Koutaniemi, 1993; Huttunen et al., 1994; Елина и др., 1994; Природа..., 1995). Новые материалы, полученные нами при комплексном изучении отложений одного из болот парка, насыщены оригинальной информацией. Это позволило дать достаточно объективную оценку истории растительности, стадий развития праозера и динамики климата для южной части парка.

Болото Ниеришуо (66°30′ с. ш. и 30°11′ в. д.) расположено в пределах национального парка Паанаярви. Абсолютные отметки поверхности болота Ниеришуо — 306—311 м над ур. м., оз. Ниериярви, к которому оно примыкает, — 306 м. На севере, в 3 км от болота, находится оз. Паанаярви (136.6 м над ур. м.).

Рельеф, сформированный здесь тектоническими сдвигами и разломами скального основания, представлен крупными грядами, горами (тунтури) и долинами, в которых много рек, озер и болот. Вся эта территория покоится на древнем докембрийском основании, в состав которого входят вулканиты, кварциты и габбро-диабазы (Сыстра, 1993). От материкового льда регион освободился 9.5 — 10.0 тыс. л. н. (Коутаниеми, Экман, 1993). Район исследования относится к северо-западному геоботаническому округу (Юрковская, 1993), расположенному в подзоне северной тайги. В Карелии только в этом округе в лесах доминирует *Picea obovata* Ledeb. Здесь хорошо прослеживается вертикальная поясность в горах, высота которых достигает 500—

570 м над ур. м. На плакорах и нижних частях склонов преобладают ельники зеленомошные с отдельными небольшими массивами сосняков. В основном это Piceetum empetroso-myrtillosum, Betuleto-Piceetum empetroso-myrtillosum, Piceetum empetroso-vacciniosum, Piceetum cladinosum saxatile, Piceetum sphagnosum. Сосняки, представленные в основном эдафическими вариантами, занимают второстепенное положение. Леса, поднимающиеся до высоты 390 м над ур. м., постепенно переходят в редколесья, сменяясь на вершинах тунтури кустарничково-лишайниковыми тундрами (Юрковская, 1993; Елина и др., 1994).

Для парка характерен один тип ландшафта — северотаежный еловый на денудационно-тектоническом холмисто-грядовом (низкогорном) рельефе (Громцев и др., 1995). Наибольшее распространение имеют 2 варианта ландшафта, различных по рельефу, типам лесов, озерности, заболоченности. Первый вариант ландшафта расположен с южной и северной сторон оз. Паанаярви. Рельеф здесь сильно пересеченный грядовый с отдельными горами. Абсолютные отметки — 320—420 м над ур. м. Озерность составляет примерно 1 % (без оз. Паанаярви), заболоченность — 10—15 %. Наряду с господствующими ельниками (60 %) встречаются сосняки — до 23 % (послепожарного генезиса; по: Дьяконов, 1995). Другой вариант ландшафта (центр и юго-восток парка) характеризуется среднегрядовым рельефом с абсолютными отметками 230—290 м. Озерность составляет здесь 8 %, заторфованность — 27 %, заболоченность — около 50 %. Доминируют ельники (87 %), сосняков немного — 2 %, березняков — 11 %.

Материалы и методы

Наземные исследования растительности лесов и болот и их стратиграфии были проведены в 1988—1990 гг. сотрудниками Института биологии КНЦ РАН и Института леса КНЦ РАН. На модельной территории (первый вариант ландшафта) изучены леса и 5 болотных массивов площадью от 1—5 до 30 га (рис. 1). Ельники крупнотравные и сфагновые, впервые подробно описанные здесь, имеют хорошо выраженные региональные черты (Елина и др., 1994).

Заболоченность территории в районе исследования составляет 10—15 %, преобладают травяно-гипновые евтрофные и грядово-мочажинные аапа болота (Елина и др., 1994). Наиболее подробно исследовано болото Ниеришуо, которое состоит из выпуклого центра и примыкающих к нему висячих болот, имеющих значительные уклоны поверхности: 3—5 м на 100 м (рис. 2). На болоте проложены 2 профиля, где пробурено 11 скважин. В образцах проанализированы ботанический состав торфа и степень его разложения (аналитик Н. В. Стойкина). В скважине 55, кроме того, изучены пыльца, споры, *Algae*, *Fungi*, *Rhizopoda*, *Rotatoria* (аналитик В. Янковска). Определение планктонных организмов проводилось по методике V. Jankovska, Y. Komarek (1982, 1995). Спорово-пыльцевая диаграмма построена по программе «Tilia». Глубина разреза 5.5 м; образцы для анализа отбирали через 6—13 см. В разрезе представлены: торф (0—4.5 м), сапропелевидный торф (4.5—4.8 м) и сапропель (4.8—5.5 м). Осадки подстилаются скальными породами. В этом разрезе сделаны определения абсолютного возраста в двух образцах: на глубине 3.2—3.4 м он составляет 4220 ± 120 (ТА-2094) лет, на глубине 5.3—5.5 м — 8430 ± 100 (ТА-2095).

Для установления возраста отложений других разрезов, а также границ между периодами и фазами растительности в спорово-пыльцевой диаграмме использовали расчетный метод — по величине прироста торфа (Елина и др., 1984). В скважине 55 средний прирост торфа до глубины 3.4 м, где получена дата 4220 ± 120 л. н., составляет 0.8 мм/год. Это значение можно экстраполировать на всю глубину торфяной залежи, до 4.5 м, поскольку виды торфа и степень его разложения достаточно близки. Полученные даты уточнялись по другим палинологическим разрезам из близких регионов, известным по литературе (Hicks, 1976; Елина, 1981; Hyvärinen et al., 1990; Huttunen et al., 1994; Экман и др., 1995; Vasari et al., 1996b).

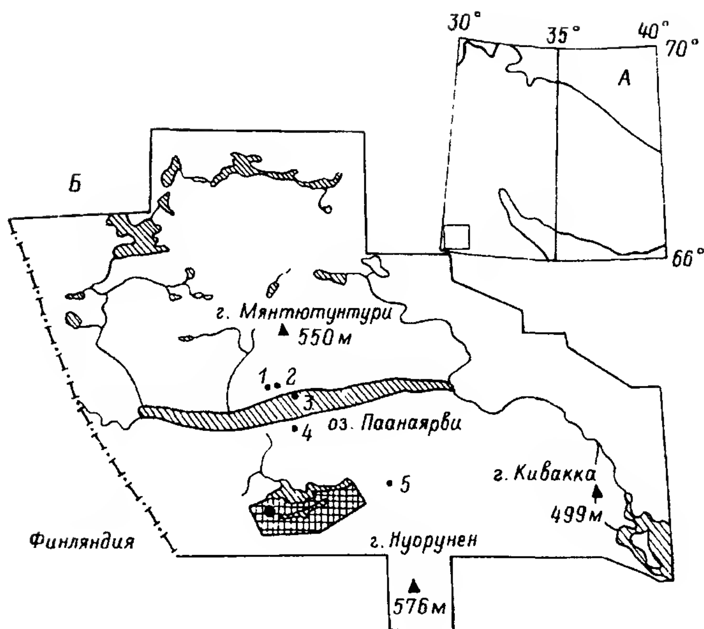


Рис. 1. Район исследования.

А — местоположение района, Б — Паанаярвский национальный парк. На модельной территории (внизу, заштрихована) болото Ниеришуо обозначено черным кружком. Места отбора поверхностных образцов показаны черными точками: 1, 2 — сосняк зеленомошный; 3 — донные отложения оз. Паанаярви; 4 — ельник зеленомошный; 5 — сфагновое болото на вершине горы 440 м выс.

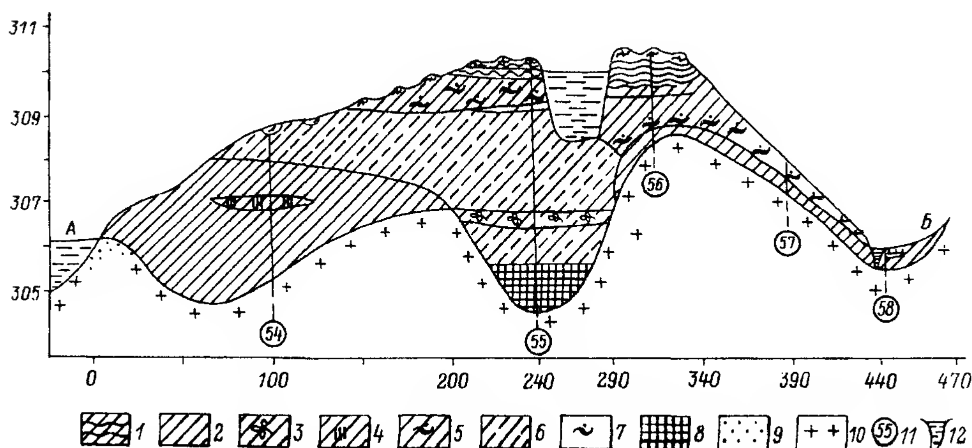


Рис. 2. Продольный стратиграфический профиль болота Ниеришуо.

По горизонтальной оси — длина болота, м; по вертикальной — абсолютные отметки высот над ур. моря, м, показывающие одновременно глубину болота. Направление профиля: А — север, Б — юг. Виды торфа: 1 — пушицевый переходный, 2 — осоковый низинный (Н), 3 — вахтово-сфагновый Н, 4 — шейхцериево-осоковый Н, 5 — осоково-сфагновый Н (со *Sphagnum warnstorfii*), 6 — гипново-осоковый Н, 7 — сфагновый Н (со *S. warnstorfii*), 8 — сапропель, 9 — песок, 10 — коренные породы, 11 — буровые скважины, 12 — внутриболотное озеро.

Для контроля датировок, полученных по приросту торфа болота Ниеришуо, привлекались данные: по соотношению пыльцы древесных и недревесных растений, по времени первого появления пыльцы *Picea* с его максимумами и то же — по спорам *Selaginella selaginoides* (L.) C. Mart. Характер этих кривых в спорово-пыльцевой диаграмме (СПД) Ниеришуо достаточно четко сопоставляется с таковыми в указанных выше опубликованных разрезах. Так, начало сплошной кривой *Picea* в финских разрезах находится в пределах 5200—5000 л. н., а в карельских (ранее опубликованных) — 6500—6000 л. н. В СПД Ниеришуо оно датировано временем 6000 л. н. Эти данные демонстрируют «движение» *Picea* во времени и пространстве (Aartolahti, 1966; Talantire, 1972; Елина, 1981). Резкое увеличение количества пыльцы *Picea* на изученной территории произошло 5000 л. н.

Анализ литературных данных по субрецентным (SR) спектрам из северо-западной Карелии показал, что число их ограниченно. Некоторые сведения о них приводятся лишь для окр. оз. Сокол, расположенного в 18 км к северу от района исследования (Елина, 1981), и для вершины горы Нуорунен (570 м над ур. м.) (Huttunen et al., 1994). В северной Финляндии они изучались S. Hicks (1977, 1985). Для Паанаярвского национального парка получены данные по SR-спектрам в сосняке и ельнике зеленомошных, расположенных по берегу оз. Паанаярви, и на сфагновом болоте с вершины безымянной горы (440 м над ур. м.) (Елина и др., 1994). На основании всех данных было установлено следующее: SR-спектры равнин (лесов, болот и донных осадков озер) имеют в основном, лесной характер, на вершинах гор — лесотундровый и тундровый. Локальные спектры достаточно достоверно отражают доминирующие виды растительных сообществ. Полученные данные зависимости SR-спектров от современной растительности позволяют утверждать, что при интерпретации голоценовых спектров озерно-болотных и болотных осадков нетрудно определять группу типов леса. Если пыльцы *Picea* в осадках более 20 %, то в лесах соответствующего периода господствовали ельники; 15—20 % — ельники преобладали; менее 15 % — ельники согосподствовали с сосняками; при меньшем количестве пыльцы *Picea* преобладали сосняки, но ель встречалась в примеси к древостоям из сосны. Об абсолютном господстве сосняков говорит наличие более 70 % пыльцы сосны.

Спорово-пыльцевая диаграмма (СПД) свидетельствует о лесном характере спектров от 8430 ± 100 л. н. (базальный слой) и до настоящего времени. Накопление осадков и развитие растительности происходило непрерывно. В СПД представлено 5 локальных фаз растительности (рис. 3): сосновая, березово-сосновая, елово-сосновая, еловая, сосново-еловая. Возраст границ между фазами и периодами, как уже упоминалось, получен по абсолютным датировкам и расчетным данным (по приросту торфа). Локальные фазы, отдельные максимумы и минимумы пыльцы и спор сравнивались с СПД, изученными ранее в радиусе 15—20 км: три болота в окрестностях оз. Сокол (Елина, 1981), донные осадки оз. Vanhalampi вблизи восточной границы Финляндии (Hyvärinen et al., 1990), донные осадки оз. Паанаярви (Елина и др., 1994), оз. Iloniampi в Карелии под южным склоном горы Нуорунен (Huttunen, Koutaniemi, 1993) и болото на его вершине (Huttunen et al., 1994), оз. Мянтюлампи в 1 км на север от оз. Паанаярви (Экман и др., 1995), а также оз. Aapalampi в северо-восточной Финляндии (Vasari et al., 1996a).

Существенное уменьшение количества пыльцы деревьев (с 95 до 80 %) относится к похолоданию около 4500 л. н. Возраст контакта SB/SA (на глубине 2.0 м) подтвержден и расчетами по приросту торфа. Присутствие спор *Selaginella selaginoides* (до 40 %) характерно только для северо-запада Карелии (Елина, 1981), и в СПД Ниеришуо это проявляется очень отчетливо. Первое появление спор отмечено в середине SB-3 — около 3200 л. н.; первый максимум — 2200 л. н., второй — 1200 л. н., третий — 700 л. н. Этим четырем датам соответствуют снижения средней температуры года (по: Климанов, Елина, 1984; Климанов, 1996).

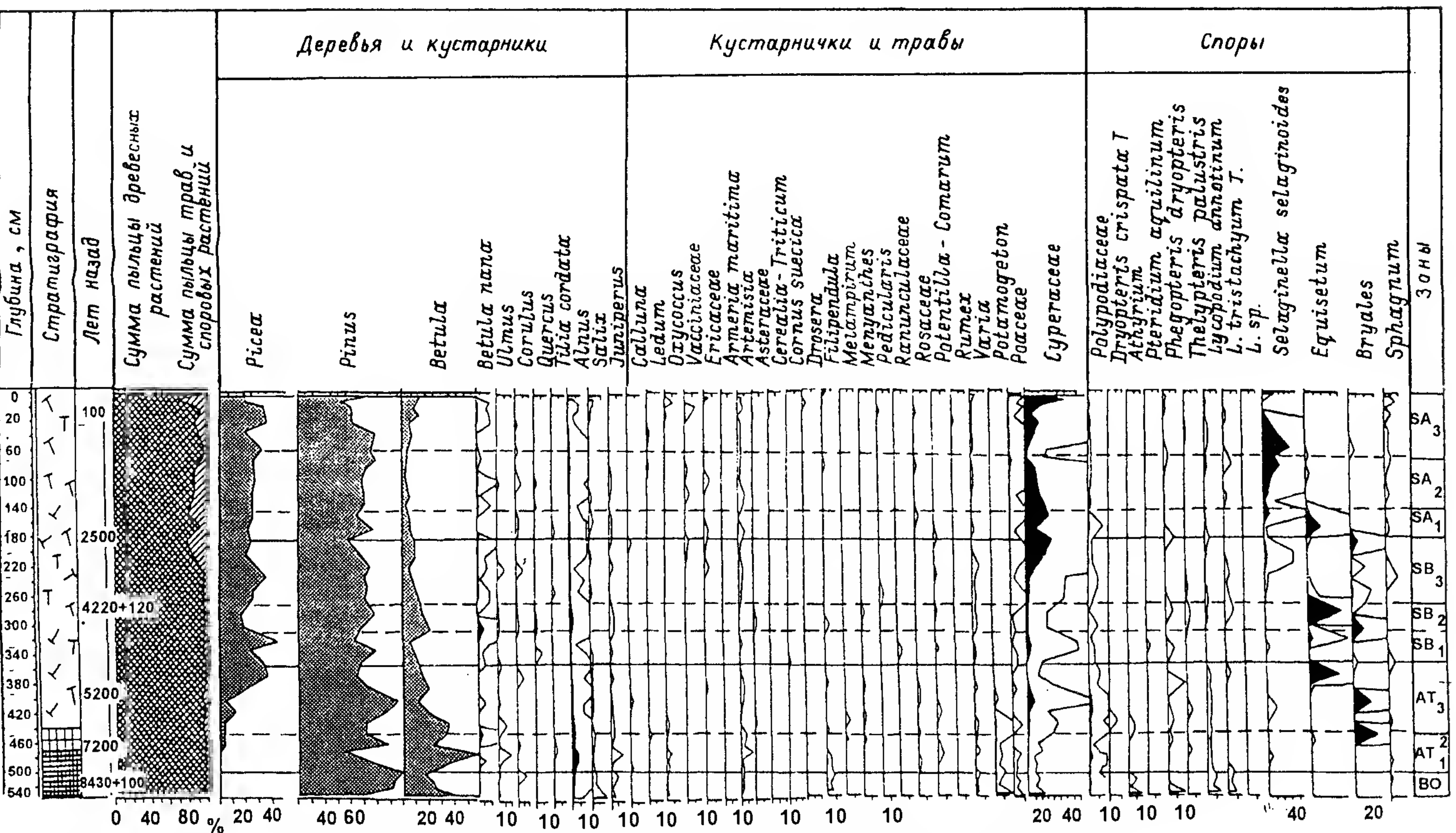


Рис. 3. Диаграмма пыльцы и спор болота Ниеришуо (на рис. 2 — скв. 55).

В колонке «стратиграфия» сверху вниз: торф, сапропелевидный торф, сапропель. Вся пыльца и споры составляют 100 %. При количестве отдельных таксонов пыльцы или спор более 2 % их сегменты закрашены черным: при меньшем — показаны в 10-кратном увеличении (белый сегмент). В диаграмму не включены некоторые таксоны, встреченные в количестве 1—2 зерен.

Результаты и обсуждение

Зонирование СПД Ниеришуо

По составу пыльцы и спор в диаграмме, как отмечалось, выделено 5 фаз (рис. 3). Первая фаза соответствует базальным отложениям разреза Ниеришуо (глубина 5.1—5.5 м) и времени преобладания пыльцы *Pinus* (8500—7200 л. н.). В ее заключительной стадии (7900—7200 л. н.) отмечены резкое увеличение количества пыльцы *Betula* sect. *Albae* и уменьшение пыльцы *Pinus*. Можно сделать предположение о причине таких перемен. Возможно, они были следствием отступления озера и появления открытых площадей, которые заселялись березой — пионером среди древесных пород (или это послепожарный эффект?).

Пыльцы *Salix* в спектрах немного, хотя ива, скорее всего, играла важную роль в растительности. Это могло быть следствием энтомофильности многих ее видов или невысокой пыльцевой продуктивности. Отмечена также пыльца *Juniperus* и *Betula nana* L.; последний вид мог принимать участие в кустарниковом ярусе. Эти заключения сделала V. Jankovska на основании изучения субрецентных спектров Кольского п-ова и Полярного Урала. В названных спектрах количество пыльцы *B. ñana* всегда занижено в сравнении с ролью этого вида в растительном покрове. Даже в чистых зарослях *B. nana* всегда преобладает пыльца *Betula* sect. *Albae* (данные не опубликованы).

В спектрах этой фазы присутствуют отдельные зерна *Picea*. Вполне возможно, что в горах встречалась ель карликовой формы, как это отмечается в современной растительности Чуна-тундры и Хибин Кольского п-ова (Геоботаническое..., 1989). И размножалась ель в этих условиях преимущественно вегетативным путем.

В первой фазе развития растительности пыльцы трав в спектрах сравнительно немного. Интерес представляет одно зерно *Armeria maritima* (Mill.) Willd. Пыльца этого типа была обнаружена и в северо-восточной Финляндии Y. Vasari (1967), который обсуждает вопрос о принадлежности ее к определенному виду и о возможности использования ее для интерпретации условий окружающей среды и климата. Vasari (1967) предполагает, что это, скорее, *Armeria scabra* Pall., индицирующий холодный климат и наличие несомкнутых прибрежных сообществ.

В этом же слое были обнаружены пыльца *Linnaea borealis* L. и *Hippophaë*, много разных спор *Pteridophyta* (среди которых имеются виды *Polypodiaceae* и *Lycopodiaceae*) и *Botrychium*. В современной растительности Кольского п-ова и в Хибинах есть аналоги сообществ с участием указанных растений (Растительность..., 1980). В спектрах трав отмечена пыльца *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., которая в средней Европе всегда образует пик в аллерёде и пребореале и свидетельствует об улучшении климатических и трофических условий (Jankovska, 1987). На севере Карелии присутствие пыльцы *Filipendula* является, скорее, признаком увеличения проточности грунтовых вод и повышения интенсивности обмена веществ. Аналогами сообществ с *Filipendula* могут быть ельники крупнотравные, которые встречаются в настоящее время в местах выклинивания богатых грунтовых вод (Елина и др., 1994).

Вторая фаза развития растительности приходится на время 7200—5200 л. н. (глубина 4.9—4.1 м), когда уже произошло полное зарастание праводоема. Фаза выделена от начала связной кривой пыльцы *Picea* и до ее резкого подъема. Присутствие отдельных зерен *Ulmus*, *Tilia cordata* Mill., *Corylus avellana* L. может быть свидетельством потепления климата. Спорадически встречаются зерна *Salix*, *Juniperus* и споры *Lycopodium* (меньше, чем в предыдущей фазе), что говорит об увеличении сомкнутости лесов. Небольшой пик пыльцы *Betula nana* и постоянное присутствие пыльцы *Alnus* соответствуют, скорее всего, распространению этих растений на болотах и вокруг озера.

Третья фаза (5200—2500 л. н.) в развитии растительности (глубина 4.1—2 м) начинается с резкого подъема кривой пыльцы *Picea* на фоне довольно значительного присутствия пыльцы *Pinus*. Часто, но спорадически встречаются зерна теплолюбивых

деревьев (*Ulmus*, *Tilia*, *Quercus*, *Corylus*); снижаются кривые пыльцы *Salix*, *Juniperus* и *Alnus*. Присутствие пыльцы *Betula nana* можно легко объяснить участием этого вида в сообществах болот и приозерных полос. В конце фазы отмечен нижний максимум спор *Selaginella selaginoides*.

Четвертая фаза (2500—100 л. н.) также характеризуется господством пыльцы *Picea* и *Pinus* (глубина 2.0—0.1 м). Судя по меньшему количеству пыльцы неморальных видов (в основном это *Corylus*) и увеличению числа спор *Selaginella* (последний пик — 700 л. н.), климат становится холоднее. В спектрах трав и кустарничков отмечены также пыльца *Ericaceae* и споры *Lycopodium*. Этот состав и в настоящее время типичен для растительности болот и разреженных лесов северной Карелии и Кольского п-ова.

Пятая фаза (последняя) развития растительности нашла отражение в верхнем слое отложений (глубина 0.1—0 м) и относится ко времени, когда здесь в 1796 г. появился человек (Паанаярвский..., 1993). В спектрах района исследования (как и в других регионах Карелии) в это время уменьшается количество пыльцы *Picea* и увеличивается таковое *Pinus*, *Betula* sect. *Albae* и *Salix*. В СПД Ниеришуо найдено даже одно зерно *Cerealia* (*Triticum* typ).

Развитие центральной части болота Ниеришуо

Во время лимнической стадии (8500—7200 л. н.), предшествующей болотной, происходило отложение сапропеля, в котором отмечены много разных водорослей, других организмов и пыльца гидрофитов (рис. 4). Состав водорослей из класса *Chlorophyceae* свидетельствует о существовании тогда олиготрофного водоема с чистой и холодной водой. На это указывают также колонии хлорококковой водоросли *Botryococcus pila*; более редко встречался *B. braunii* Kütz, характерный для больших озер. На существование настоящего озера (а не заводи или омута) указывают колонии видов *Scenedesmus*, *Tetraedron minimum* (A. Br.) Hansg., *T. regulare* Kütz. и многие виды и формы рода *Pediastrum*. С другой стороны, сравнительно редкое присутствие *P. duplex* Meyen var. *duplex* может свидетельствовать о небольшой площади или малой глубине озера. Индикатором холодной воды могут быть *P. integrum* Näg. (гляциальный реликт озер средней Европы) и *P. privum* (Printz) Hegewald (встречающийся в настоящее время в холодных озерах Швеции и Финляндии). *P. boryganum* (Turp) Menegh. (var. *boryanum*, *longicorne* и *pseudoglabrum*) имеют широкое распространение, но var. *longicorne* встречается прежде всего в болотных олиготрофных водах.

Группа видов водорослей из рода *Trachelomonas* (определены проф. Hanus Ettl, Ботанический институт, г. Прага) также характерна для озерных биотопов. В этом же слое Н. Стойкина отметила и диатомовые водоросли. О существовании озерной стадии говорит и кривая пыльцы *Potamogeton*, астеросклереиды *Nuphar* и части *Daphnia* (*Cladocera*). Среди макроостатков найдены также *Scirpus lacustris* L., *Typha* и *Glyceria*.

В разрезе, на глубине 4.4—4.5 м, видно начало обмеления и зарастания озера: резко исчезли водоросли и пыльца *Potamogeton* (рис. 5). Из береговой полосы и сплавин в центр котловины приносились остатки растений: *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L., *Calliergon*, *Drepanocladus*, *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. С этими макроостатками хорошо согласуется и присутствие спор *Bryales* в СПД. О зарастании озера свидетельствует также кривая водоросли *Botryococcus pila*, являющейся индикатором наличия остаточных водоемов среди болот, постепенно зарастающих *Menyanthes trifoliata*, *Comarum*, *Equisetum*.

По составу растительных остатков торфа выделены и реконструированы 4 стадии в развитии растительности (рис. 5), в которых отражается постепенное снижение обводненности болота.

На первой стадии (5600—4220 л. н.) доминировало сообщество Carex lasiocarpa + Menyanthes trifoliata–Scorpidium scorpioides. Присутствие *Rhizopoda* (*Amphitrema*

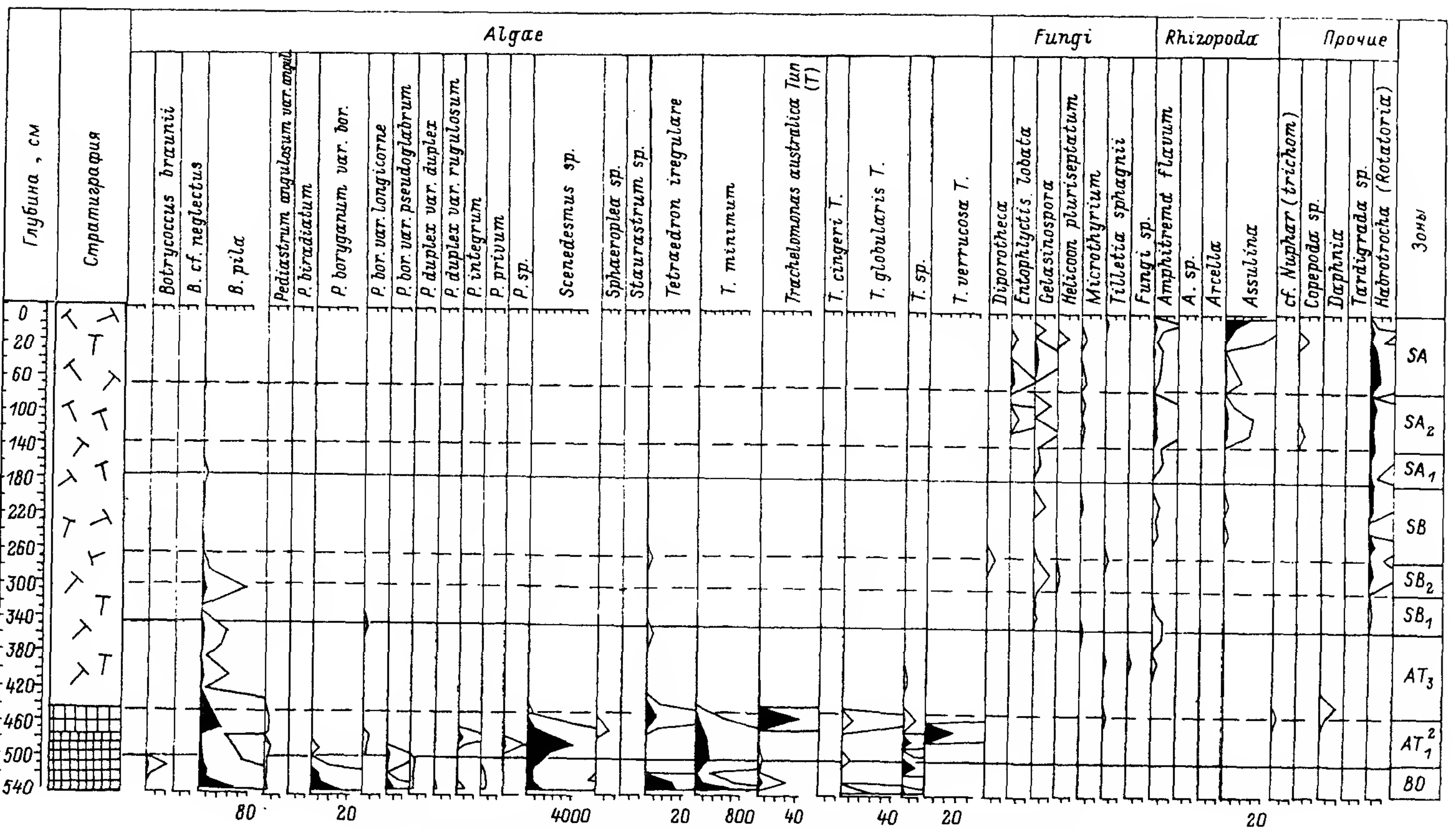


Рис. 4. Диаграмма планктонных организмов (скв. 55 болота Нисришуо; см. рис. 3).

Кривые отдельных таксонов построены по абсолютному их количеству.

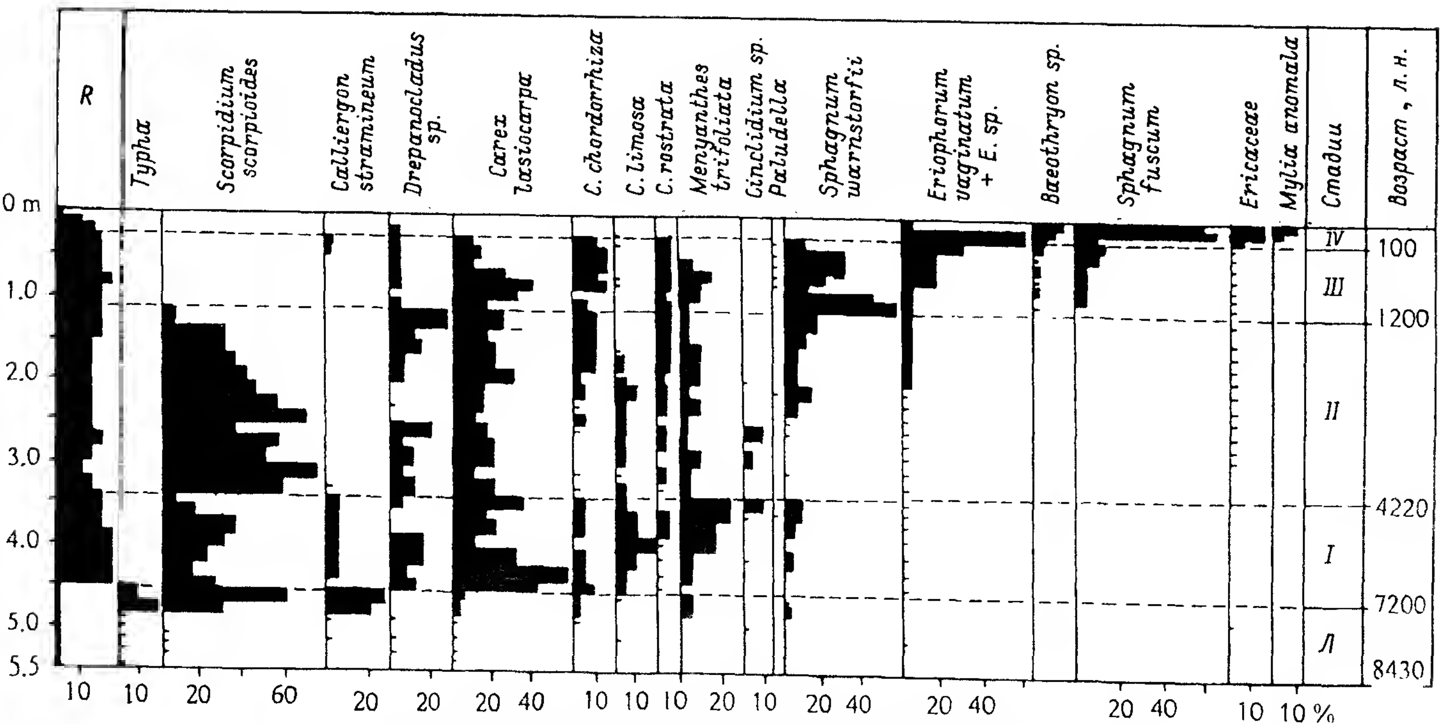


Рис. 5. Диаграмма ботанического состава торфа скв. 55 болота Ниеришуо.

Справа: возраст контактов (радиоуглеродный или расчетный) между отдельными стадиями развития болота. Слева: *R* — степень разложения торфа, %.

flavum Pen) и *Fungi* (*Microthyrium*, *Tilletia sphagni*) связано с развитием сфагновых сообществ, а в данном случае — с появлением микроповышений из *Sphagnum warnstorfii* (его остатки в этом слое торфа составляют 5—10 %).

Вторая стадия (4220—1200 л. н.) характеризуется господством сообщества Carex lasiocarpa–Scorpidium scorpioides. Этим двум этапам сопутствовали многие *Fungi* (*Entophlyctis lobata*, *Gelasinospora* и др.), *Rhizopoda* (*Amphitrema flavum*, *Assulina*) и *Rotatoria* (*Habrotrocha*), являющиеся индикаторами влажных и кислых местообитаний.

В третьей стадии (1200—100 л. н.) преобладали сообщества Carex lasiocarpa + Eriophorum vaginatum – Sphagnum warnstorfii с участием *Selaginella selaginoides*. Здесь также отмечены *Fungi* (*Entophlyctis lobata*, *Gelasinospora*), *Rhizopoda* (*Amphitrema flavum*) и много *Rotatoria* (*Habrotrocha*).

Последняя, четвертая, стадия (100 л. н. — настоящее время) представлена аапа-комплексами, в которых на мезо-олиготрофных кочках доминируют сообщества Ericaceae – Eriophorum vaginatum + Baeothryon cespitosum – Sphagnum fuscum с обилием *Rhizopoda* (*Assulina*). В центре болота до настоящего времени сохранилось остаточное озеро.

Динамика растительности и климата

Реконструкции природных условий и растительности опираются на СПД болота Ниеришуо и 4 СПД, известных по литературе для территории парка: оз. Паанаярви (Елина и др., 1994), оз. Мянтюлампи (Экман и др., 1995), оз. Ilponlampi (Huttunen et al., 1994), болота с вершины горы Нуорунен (Huttunen, Koutaniemi, 1993). Кроме того, использованы другие литературные источники о примыкающих регионах, где приводятся СПД (см. выше) и данные по рельефу современного ландшафта (по: Громцев и др., 1995). Сведения о палеоклимате приведены по литературным данным (Климанов, Елина, 1984; Елина и др., 1995; Климанов, 1996).

Формирование растительности началось вскоре после таяния ледника: 10 000—9500 л. н. (Коутаниеми, Экман, 1993), т. е. со второй половины пребореала. Характеристика природных условий от 10 000 до 9000 л. н. приводится по литературным данным. На обнажившихся вершинах гор, скорее всего, встречались лишь несомкнутые сообщества, напоминающие современные арктические пустыни. Ниже по склонам к ним примыкали кустарничково-зеленомошные тундры из *Betula nana*, *Salix*, видов *Lycopodium*, *Diphasiastrum*. В распадках и на склонах были обильны *Bistorta major* S. F. Gray, *Urtica*, *Filipendula*, *Rumex*, *Thalictrum*, виды *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Ericales*. Доминировали здесь *Betula czerepanovii* Orlova и кустарниковые виды *Salix*. Вполне возможно, что встречались и низкорослые формы *Picea*. За тающими ледниками (снежниками?) «двигались» перигляциальные несомкнутые сообщества из *Artemisia* и *Chenopodiaceae*.

Нижние части склонов гряд и долины были заняты редкостойными лесами из *Betula pubescens* Ehrh. и *B. czerepanovii* (типа современных лесотундр Кольского п-ова). Межгрядовые депрессии и разломы кристаллического щита были заняты озерами, суммарная площадь которых значительно превышала современную. В первом варианте ландшафта озерность составляла примерно 10 %, во втором — до 30 % (за счет болот озерного генезиса и более высокого уровня водоемов). Климат был сухим и холодным. Летние и зимние температуры ниже современных на 2—4 °С, осадков меньше на 100—150 мм/год.

Для времени 9000—8500 л. н. реконструкции сделаны по литературным данным, а далее в качестве опорного разреза берется СПД Ниеришуо. Итак, от 9000 до 7200 л. н. (BO + AT-1) на вершинах гор по-прежнему были распространены кустарничково-зеленомошные и лишайниковые тундры. Пояс березового криволесья, вероятно, сохранился, но лишь между тундрами и сосновыми лесами, которые становятся доминирующими на равнинах и склонах гряд. С определенной уверенностью можно говорить о том, что леса все еще были редкостойными, близкими по составу к

современным лесам центральной части Кольского п-ова. Это подтверждается присутствием во всех СПД *Juniperus* и значительного количества видов *Lycopodiaceae* (*Lycopodium annotinum* L., *L. dubium* Zoega, *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *D. alpinum* (L.) Holub, *D. tristachyum* (Pursh) Holub). На склонах гряд и в распадках встречались березовые леса из *Betula pubescens* с примесью *B. czerepanovii*, *Juniperus*, *Sorbus*, *Salix* и других кустарников. В травяном покрове были обильны *Filipendula ulmaria*, *Rumex*, *Urtica*, *Bistorta major*, *Thalictrum*, виды *Asteraceae*, *Rosaceae*. По-видимому, все еще существовали перигляциальные несомкнутые сообщества из *Artemisia* и *Chenopodiaceae*, но уже с участием *Armeria*, *Hippophaë* и *Ephedra*. Берега озер зарастали *Phragmites australis* (Cav.) Steud., *Glyceria*, *Typha*, *Equisetum*. В мелководьях озер были распространены заросли *Potamogeton*; в воде активно развивались водоросли и другие планктонные организмы. Озерность немного уменьшилась: в крупногрядовом рельефе — до 5—7 %, в среднегрядовом — до 15—20 %. Климат становится теплее, с экстремумом тепла 8500 л. н., температуры июля и января были близки к современным (по: Елина и др., 1995; Климанов, 1996), но уже 8000 л. н. они понизились в июле на 1—2 °С, а в январе — на 4 °С; количество осадков было близко к современному.

7200—5200 л. н. (середина АТ-периода) — время появления и распространения ели на фоне господства сосновых лесов. Достаточно высокая теплообеспеченность привела к становлению среднетаежной растительности и повышению границы леса в горах. На их вершинах сохранили свою роль редколесья, которые сочетались с кустарничково-зеленомошными тундрами.

5200—2500 л. н. (вторая половина АТ-периода + SB) — время господства еловых лесов. Присутствие в спектрах пыльцы *Ulmus*, *Quercus*, *Tilia* и *Corylus avellana* (от 5200 до 2500 л. н.) позволяет оценить это время как наиболее теплое и считать, что леса были близки к среднетаежным. Вопрос о том, участвовали ли эти деревья в составе лесов, достаточно дискуссионный. Можно предположить, что вся эта пыльца была занесена ветром с более южных территорий или что все-таки в отдельных благоприятных по микроклимату и почвам экотопам могли встречаться отдельные деревья *Ulmus*, *Tilia* и кусты *Corylus*. Последнее предположение основано на том, что и сейчас куртины *Ulmus* и даже липняки ландышевые (Tileetum convallariosum) отмечены в Заонежье и в заповеднике «Кивач» (Кузнецов, 1993), хотя южная тайга находится на 100—120 км южнее этих регионов. Вполне возможно, что в спектрах АТ-периода СПД Ниеришуо пыльца этих неморальных видов была и заносной, и местной.

Итак, на равнинах, склонах гряд и тунтури с 5200 до 2500 л. н. были распространены ельники зеленомошные, где в кустарничковом ярусе доминировал *Vaccinium myrtillus* L., местами встречались *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Ascher. et Graebn., *Lycopodium annotinum*, *Diphasiastrum tristachyum*. К распадкам были приурочены ельники травяные с участием *Filipendula ulmaria* и видов *Polypodiaceae* (*Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt; в светлых сосняках обилен был *Pteridium aquilinum* (L.) Kuсn.).

Какова была доля сосновых лесов? Скорее всего небольшая: они были приурочены в основном к сухим каменистым участкам гряд и тунтури. Березовые леса из *Betula czerepanovii* (возможно, редкостойные), которые занимали вершины гор и верхние части склонов, сочетались с небольшими по площади кустарничково-зеленомошными тундрами. Заросли березы пушистой встречались и в долинах с влажными почвами, где к ней примешивалась и ольха.

Похолодание 2500 л. н. в СПД Ниеришуо отразилось в уменьшении пыльцы деревьев и в единичной встречаемости неморальных видов, среди которых чаще встречается *Corylus avellana*. Господствующим типом леса по-прежнему остается ельник зеленомошный, но уже близкий к современным северотаежным. В кустарничковом ярусе присутствовали виды *Vaccinium*, *Ledum* и другие *Ericales*.

Таким образом, в растительном покрове с 5200 до 2500 л. н. происходят изменения, направленные вначале на усложнение структуры сообществ и формирование

сомкнутого древостоя, соответствующего современным среднетаежным лесам. Такие климаксовые еловые леса существовали долго — примерно 2700 лет. После похолодания 2500 л. н. начались быстрое выпадение из покрова неморально-бореальных видов, снижение бонитета древостоев и изреживание еловых лесов, которые приобретают северотаежный облик. Эти леса, господствовавшие почти до современности (100 л. н.), сочетались с болотами разных типов и заболоченными лесами. Озерность направленно снижалась и составляла в крупногрядовом рельефе около 5 %, а в среднегрядовом — до 10—15 %. Заболоченность увеличилась до 10 и 20 % соответственно.

Изменение природы в последние 100 лет связано преимущественно с антропогенным фактором: освоением человеком благоприятных экотопов вокруг оз. Паанаярви и других более мелких озер. Вырубки и выжигание лесов привели к уменьшению площади ельников и распространению сосняков и березняков. Это подтверждается историческими источниками (Паанаярвский..., 1993), где имеются сведения о появлении первых финских оседлых поселений в 1769 г.

Заключение

В тезисном виде еще раз подчеркнем сведения о динамике растительности, полученные по СПД Ниеришуо. Начиная с 8500 и до 8000 л. н. доминировали сосновые леса северотаежного облика, которые на склонах гор сменялись редкостойными березняками, а на их вершинах — кустарничково-зеленомошными и лишайниковыми тундрами. В озерах развивается планктон, а с 7200 л. н. начинается заболачивание глубоких депрессий. По берегам озер, рек и ручьев распространяются заросли *Salix*, *Alnus* и *Betula nana*. В период с 8000 до 7200 л. н. на равнинах сосновые леса содоминируют с березовыми, сложенными *Betula pubescens* и *B. czerepanovii*. Последние поднимались высоко по склонам гряд и тунтури, а на вершинах сменялись тундрами. Леса по-прежнему сохраняли северотаежный облик. Появляются первые болота. Время 7200—5200 л. н. вновь характеризуется преобладанием сосновых, но уже среднетаежных лесов. Значительной становится примесь в сосняках ели, которая формировала уже и отдельные массивы. Березовые сомкнутые и редкостойные леса доминировали на высоких склонах гор и, вероятно, даже на их вершинах. Болота как озерного, так и суходольного генезиса становятся типичными для ландшафта. В течение всего последующего времени, до 2500 л. н., господствуют еловые леса среднетаежные, а затем — северотаежные. Для SA-периода характерно присутствие значительного количества спор *Selaginella selaginoides* (в сообществах болот). Заболоченность приближается к современной: 10—15 % — в крупногрядовом рельефе, до 30 % — в среднегрядовом. В последние 100 лет становится заметным антропогенное влияние на растительность. Оно проявляется в некотором уменьшении еловых и распространении сосновых и березовых лесов.

Полевые исследования, камеральная обработка материала и написание статьи выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-48004). Спорово-пыльцевой и альгологический анализы — при финансовой поддержке проекта 206/96/1223 Грантового агентства Чешской Республики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геоботаническое районирование нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 63 с.

Громцев А. Н., Коломыцев В. А., Шелехов А. М. Ландшафтные особенности и рекреационная оценка экосистем Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 7—18.

Дьяконов В. В. Состояние сосновых фитоценозов восточной части Паанаярвского национального парка // Там же. 1995. С. 40—43.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 159 с.

Елина Г. А., Арсланов Х. А., Климанов В. А., Усова Л. И. Растительность и климатохронология голоцена Ловозерской равнины Кольского полуострова (по спорово-пыльцевым диаграммам бугристо-топяного болота) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 1—16.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Девятова Э. И. и др. Современная и голоценовая растительность национального парка Паанаярви (северо-западная Карелия) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 13—31.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Климанов В. А. Климат северной Евразии в позднеледниковье и в голоцене (по палинологическим данным): Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М., 1996. 46 с.

Климанов В. А., Елина Г. А. Изменение климата северной Европы в позднеледниковье и голоцене // ДАН СССР. 1984. Т. 274. Вып. 5. С. 1164—1167.

Коутаниеми Л., Экман И. Формирование рельефа // Паанаярвский национальный парк. Куусамо, 1993. С. 31—36.

Кузнецов О. Л. Флора и растительность кижских шхер // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 107—141.

Паанаярвский национальный парк. Куусамо, 1993. 159 с.

Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. 172 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 345 с.

Сыстра Ю. Древнее скальное основание // Паанаярвский национальный парк. Куусамо, 1993. С. 25—30.

Экман И. М., Шелехова Т. С., Лаврова Н. Б. История озера Мянтюлампи в голоцене // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 54—70.

Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8—36.

Aartolahti T. Über die Einwanderung und die Verhäufing der Fichte in Finland // Ann. Bot. Fenn. 1966. Vol. 3. N 3. P. 368—379.

Hicks S. Pollen analysis and archaeology in Kuusamo, north-east Finland, an area of marginal human interference // Reprinted from Transactions. New Series. 1976. Vol. 1. N 3. P. 362—384.

Hicks S. Modern pollen rain in finnish Lapland investigated by analysis of sure ace moss samples // New Phytol. 1977. N 78. P. 715—734.

Hick S. Modern pollen deposition records from Kuusamo, Finland // Grana. 1985. Vol. 24. P. 167—184.

Huttunen A., Huttunen R.-L., Ekman I. et al. Mikrofossil sequences in Ilpolampi, a small Lake in northern Russian Karelia // Bull. Geol. Soc. 1994. Vol. 6. P. 2. P. 67—80.

Huttunen A., Koutaniemi L. A palynological record of pond Maunt inland Nuorunen, East Fennoscandia // Oulanka Reports. 1993. N 12. P. 12—24.

Hyvärinen H., Martma T., Punning J.-M. Stable isotope and pollen stratigraphy of Holocene lake section from NE Finland // Boreas. 1990. Vol. 19. P. 17—24.

Jankovska V. Entwicklung des Moore Mokre Louky bei Trebon im Postglazial (palaeoekologische Studie) // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1987. Vol. 22. P. 199—216.

Jankovska V., Komarek J. Das Vorkommen einiger *Chlorococcalen* in böhmischen Spätglacial und Postglacial // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1982. Vol. 17. P. 165—195.

Jankovska V., Komarek J. Pediastrum orientale from subfossil layers // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1995. Vol. 30. P. 319—329.

Talantire P. A. The regional spead of spruce (*Picea abies* L.) within Fennoscandia: reassesment // Now. J. Bot. 1972. Vol. 19. N 1. P. 1—16.

Vasan Y. New additions to the subfossil flora of the Kuusamo district, North East Finland // Aquilo. 1967. Ser. Botanica. T. 6. Oulu. P. 71—83.

Vasari Y., Gluckert G., Hyvarinen H. et al. Finland // Palaeoecological events during the last 15 000 years. Wyley, 1996a. P. 281—352.

Vasari Y., Tonkov S., Vasari A., Nikolova A. The Late-quarternary history of the vegetation and flora northeastern Finland in the light of a re-investigation of Aapalampi in Salla // Aquilo. 1996b. Ser. Botanica. T. 36. Oulu. P. 27—41.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск
Институт ботаники АН Чешской Республики
Брно

Получено 7 VIII 1997

SUMMARY

Dymanics of vegetation and climate of the Paanajarvi National Park in Holocene was studied by geobotanical, mire, paleobotanical and radiocarbon methods. Besides palaeobotanical methods, some living organisms such as *Algae*, *Fungi*, *Rhizopoda* and *Rotatoria* were analyzed for the first time. To increase the reliability of reconstruction, sub-recent spectra for all major types of habitats used to obtain habitat-vegetation relation coefficients were analysed. Time boundaries were determined for the evolutionary stages of zonal and local palaeovegetation by direct absolute age ^{14}C determination or by estimation of peat increment. Forests were shown to be predominant types since the mid-Boreal period (8500 y. a.). The following succession occurred: north-taiga pine forests combined with thin birch forests (8500—8000 y. a.) → north-taiga birch-pine forests (8000—7200 y. a.) → middle-taiga pine forests (7200—5200 y. a.) → middle-taiga spruce forests with thin pine forests (5200—2500 y. a.) → north-taiga spruce forests with individual pine forests (2500 y. a. — present time). The evolutionary stages of forest and mire vegetation are correlated with changes in hydrological regime and climate. It is shown that the former lake regime can be reconstructed by analyzing the composition of algae and other organisms.

УДК 581.9(571.121)

© О. В. Ребристая, О. В. Хитун

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЯМАЛА

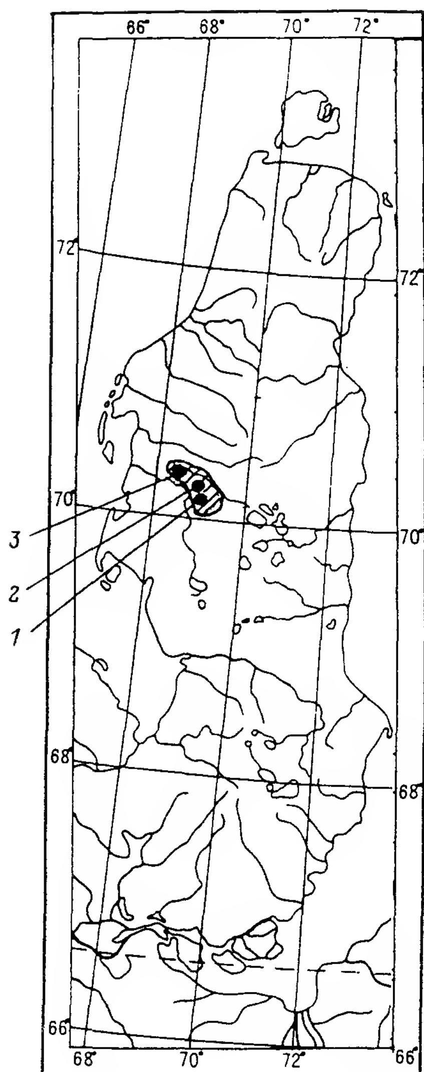
O. V. REBRISTAYA, O. V. KHITUN. BOTANICAL-GEOGRAPHICAL FEATURES OF THE CENTRAL YAMAL FLORA

Впервые для Ямала приведен список 3 локальных флор Центрального Ямала (подзона северных гипоарктических тундр), насчитывающий 170 видов, относящихся к 35 семействам, 81 роду. Эти локальные флоры отличаются от таковых той же подзоны других регионов Арктики значительной обедненностью на видовом уровне при незначительном обеднении набора семейств. В локальных флорах Ямала виды арктической фракции незначительно преобладают (за счет собственно арктических и арктоальпийских видов при минимуме метаарктических) над гипоарктической; в активном ядре флоры доминируют гипоарктические виды. Среди долготных фракций абсолютно преобладают циркумполярные виды (57.5—59.9 %). В растительном покрове доминируют стенотопные (47.4—52.9 %), низкоактивные и неактивные виды (53.6—63.5 %). В антропогенно трансформированной локальной флоре «Бованенково» число видов снижено за счет выпадения представителей семейств *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Violaceae*, возросла доля видов бореальной фракции, изменилась ландшафтная активность ряда видов; возросла роль видов-нейтрофилов и ценофобных видов, снизилась роль высоко- и среднеактивных видов, в целом усилена роль неактивных видов. Все 3 локальные флоры относятся к одной конкретной флоре — элементарному флористическому району.

П-ов Ямал — один из наименее освещенных в литературе регионов Арктики. Сведения о флоре и растительности этого громадного полуострова, протянувшегося с юга на север более чем на 700 км, базируются на отрывочных сборах конца XIX—начала XX в. и касаются береговых частей либо северо-запада (Trautvetter, 1879; Kjellman, 1883; Śirjaev, 1923; Генкель, 1925, 1926), либо крайнего юго-востока (Пигнатти, 1915; Сапожников, Никитина, 1923) п-ова Ямал. Сведения о флоре и растительности срединной части п-ова Ямал появились благодаря экспедиции Б. М. Житкова (1913). Он приводит список 88 видов сосудистых растений, причем 63 указаны впервые для полуострова. В дальнейшем данные о флоре и растительности пополнялись в результате геоботанических и землеустроительных работ (Андреев, 1934; Николаева, 1941).

Сведения о растительности подытожены при создании карты «Растительность Западносибирской равнины» (1976) и пояснительного текста к ней (Ильина и др., 1985). Основные гербарные коллекции растений п-ова Ямал хранятся в гербариях им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете (TK), Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Московского государственного университета (MW). Эти материалы в свое время были обобщены во «Флоре Западной Сибири» (1927—1964). Согласно им, флора п-ова Ямал представлялась очень бедной, с отсутствием многих арктических и арктоальпийских видов (Толмачев, Ребристая, 1970; Юрцев и др., 1978).

Благодаря работам 2-й Полярной экспедиции БИН АН СССР (БИН РАН) на п-ове Ямал с 1976 г. накоплен большой материал по его флоре. Работа проводилась методом конкретных флор (Толмачев, 1931, 1974) по программе ботанико-географических эталонов (Юрцев, Камелин, 1987). Полученные данные частично вошли в «Арктическую флору СССР» (вып. 8—10; 1980—1987). Были опубликованы материалы по анализу отдельных локальных флор (Ребристая, 1987; Rebristaya, 1990), о



Географическое положение изученных флор.

1 — ЛФ «Нeромаяха»; *2* — ЛФ «Нгаранато»; *3* — ЛФ «Бованенково». Заштрихована площадь КФ «Мордыяха».

редких и нуждающихся в охране видах (Ребристая, Юнак, 1975; Ребристая, 1991, 1992), о реликтовых видах (Ребристая, 1995а) и т. д. Однако до сих пор не было опубликовано ни одного полного списка локальной флоры (ЛФ) или списка видов какого-либо района п-ова Ямал, что затрудняет оценку видового разнообразия и корректное сравнение флоры полуострова с флорами других секторов Арктики.

Флора п-ова Ямал к настоящему времени насчитывает 405 видов, 4 вида представлены 2 подвидами (всего 409 таксонов). В настоящей статье публикуется полный список сосудистых растений бассейна р. Мордыяха — крупнейшей реки Центрального Ямала, впадающей в Карское море. Этот район в последние годы активно осваивается газовой промышленностью, здесь расположено крупное Бованенковское газоконденсатное месторождение, хозяйственная деятельность (разведочные, строительные и эксплуатационные работы) приводит к серьезным нарушениям флоры и растительности. Наши данные позволяют зафиксировать современное состояние флоры и выявить ее антропогенную динамику.

Исследования проводились в 3 пунктах бассейна р. Мордыяха (см. рисунок).

1. **ЛФ «Нeромаяха»** (70°10′ с. ш., 69°10′ в. д.). Окр. оз. Нюдя-Подто в среднем течении р. Мордыяха, междуречье рек Нерутаяха и Нгудаяха (15 июля—2 августа 1990 г. — О. В. Ребристая, М. Ю. Телятников, В. В. Голубков, С. А. Пристяжнюк). Обследованная площадь — 75 км².

2. **ЛФ «Нгаранато»** (70°15′ с. ш., 68°55′ в. д.). В 15 км севернее ЛФ «Нeромаяха». Окр. оз. Нгаранато в междуречье рек Мордыяха и Сёяха (4—14 августа 1991 г. — О. В. Ребристая, О. В. Хитун, И. В. Чернядьева: 8—15 августа 1992 г. — О. В. Ребристая, М. Ю. Телятников, О. В. Хитун, И. В. Чернядьева, С. А. Пристяжнюк). Обследованная площадь — около 100 км².

3. **ЛФ «Бованенково»** (70°20′ с. ш., 68°20′ в. д.). В 25 км к северо-западу от ЛФ «Нгаранато». Правобережье р. Сёяха в окр. пос. Бованенково (4—22 августа 1989 г. — О. В. Ребристая, О. В. Хитун, Е. В. Ветрина, Г. В. Вынаев). Обследованная площадь — 72 км².

Согласно ботанико-географическому районированию, изученные локальные флоры расположены в подзоне северных гипоарктических тундр (Юрцев и др., 1978), именуемых также типичными (Городков, 1935) и северными субарктическими (Ильина и др., 1985) тундрами. Этот район даже в пределах п-ова Ямал выделяется своими ландшафтными особенностями: для него характерны общий уклон местности к северо-западу, пологоувалистый рельеф, значительные (до 65 м) высóты над уровнем

моря. Здесь хорошо выражены все террасовые геоморфологические уровни: казанцевская (верхнеплейстоценовая) морская равнина (45—65 м над ур. м.), третья морская (зыряно-каргинская) терраса (25—35 м над ур. м.), вторая морская (каргинско-сартанская) терраса (14—20 м над ур. м.), останцы первой морской террасы (7—12 м над ур. м.) и озерно-речные (голоценовые) террасы (5—10 м над ур. м.) (Природа Ямала, 1995). На дневную поверхность выходят глины и суглинки, большей частью морского генезиса; песчаные грунты ограниченно распространены в долинах рек и по краям увалов. Дренированность равнины достаточно высока, заболоченность слабая. Пологие водораздельные увалы прорезаны многочисленными ручьями и речками, в их верховьях в водосборных цирках образуются системы глубоких оврагов с оползнями на склонах. Для района характерны процессы криогенного оползания склонов; оползни имеют разный возраст, и в зависимости от этого растительность на них находится на разных стадиях восстановления (Ребристая и др., 1995). Долина р. Мордыяха в районе исследования достигает ширины 10—20 км, она заболочена, много крупных и мелких озер перемежаются с останцами первой и второй морских террас. Почвы района представлены различными вариантами комбинаций криоземов глееватых и глееватых трещинно-торфянистых, криоземов глеевых торфяных и глееватых трещинно-торфянистых, криоболотных торфяных почв, отличающихся низкой и очень низкой обеспеченностью доступными растениям формами азота, фосфора и калия при низких значениях pH (3.7—5.4) (Бучкина, 1996).

Зональный тип растительности представляют кочкарнопушицевые кустарничково-разнотравно-моховые бугорковые тундры (*Betula nana*,[1] *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Salix glauca*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *Rubus chamaemorus*, *Pedicularis lapponica*, *Valeriana capitata*, *Dicranum elongatum*, *Sphaenolobus minutus*, *Polytrichum hyperboreum*, *Sphagnum* sp.), занимающие ограниченные площади в пределах казанцевской морской равнины. Более широко на пологих склонах высоких геоморфологических уровней распространены осоково-кустарничковые полидоминантно-моховые тундры (*Carex arctisibirica*, *Betula nana*, *Salix glauca*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*). Третья морская терраса занята преимущественно ерничково-ивнячковыми моховыми тундрами (*Betula nana*, *Salix glauca*, *S. nummularia*, *Carex arctisibirica*, *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum strictum*, *Hylocomium splendens* s. l., *Dicranum elongatum*), высота верхнего яруса не превышает 20 см. По склонам лощин развиты ерничковые тундры (высота кустарничка до 40 см), чередующиеся на более влажных участках с ивняковыми моховыми тундрами (*Salix glauca*, *Dicranum elongatum*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. strictum*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens* s. l.). Ивняки (*Salix glauca*, *S. lanata*) занимают нижние части склонов лощин, озерных котловин и встречаются узкими полосами на речных террасах. Выпуклые краевые части увалов заняты куртинными кустарничково-лишайниковыми тундрами (*Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Salix nummularia*, *Carex arctisibirica*, *Hierochloë alpina*, *Festuca ovina*, *Sphaerophorus globosus*, *Bryocaulon divergens*, *Parmelia omphalodes*, *Cetraria cucullata* и др.) или разнотравно-дриадово-ивнячковыми тундрами (*Dryas octopetala* subsp. *subincisa*, *Salix nummularia*). На плоских недренированных вершинах водораздельных увалов широко распространены плоскополигональные тундрово-болотные комплексы. Для них характерны низкие торфянистые бугры, покрытые ерничковыми, ивнячковыми или морошково-брусничнo-кочкарнопушицевыми тундрами. Мочажины слабо увлажненные, заняты осоково-пушицевыми болотами или пушицевыми заболоченными тундрами. Крутые склоны преимущественно южной экспозиции заняты богаторазнотравными группировками с обилием *Rubus arcticus*, *Castilleja arctica*, *Oxytropis sordida*, *Astragalus alpinus* subsp. *arctica* с участием таких редких видов, как *Potentilla gelida* subsp. *boreo-asiatica*, *P. kuznetzowii*, *Draba sibirica*; всего в таких сообществах встречается более 30 видов

[1] Названия растений приводятся по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) и сводке С. К. Черепанова (1995).

трав. Нивальные луговины с преобладанием *Salix polaris*, *Carex lachenalii*, *Juncus biglumis*, *Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga cernua* встречаются маленькими участками у подножия водораздельных холмов и отличаются значительной бедностью видового состава. Болота представлены различными вариантами злаковых (*Arctophila fulva*), разнотравно-осоковых (*Cardamine pratensis* subsp. *angustifolium*, *Saxifraga cernua*, *Comarum palustre*, *Carex concolor*), осоковых (*Carex concolor*, *C. chordorrhiza*, *C. rotundata*) и пушицевых (*Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*) гипновых сообществ, реже плоскополигональными и осоково-сфагновыми кочкарными болотами. Специфической особенностью района является широкое распространение крупных ивняковых зарослей на склонах, представляющих собой заросшие древние оползни. Высота кустарника достигает 1.5—2.0 м, что резко контрастирует с растительностью водоразделов, высота которой не более 20—25 см, и значительно превышает высоту ивняков в южнее расположенных районах северных и даже южных гипоарктических тундр. Аномальное развитие ивняков в этом районе связывается с засолением грунтов (Украинцева, 1996), мы же склоны предполагать большую евтрофность почв, связанную с отсутствием торфянистого горизонта и выходом на поверхность глин и суглинков. В зависимости от крутизны склонов и степени увлажнения развиты ивняки разнотравные из *Salix lanata*, *S. glauca* с большим участием трав (*Eriophorum polystachion*, *Petasites frigidus*, *Pedicularis albolabiata*, *Polygonum viviparum*, *Polemonium acutiflorum* и др.) или ивняки разнотравно-моховые (*Salix lanata*, *S. glauca*, *S. polaris*, *Betula nana*, *Festuca ovina*, *Equisetum arvense*, *Hylocomium splendens* s. l., *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Drepanocladus uncinnatus*). На выпуклых участках склонов, представляющих собой деградированные тела оползней, развиты ерничковые моховые сообщества. Последние широко распространены в районе ЛФ «Нгаранато», где занимают пологие склоны с бугорково-трещиноватым нанорельефом и хорошо развитым лишайниково-моховым покровом. Ерник высотой 15—20 см имеет проективное покрытие (ПП) до 50 %, в небольшом обилии встречается *Salix glauca*, постоянен *Vaccinium vitis-ideae* subsp. *minus*. В травянистом покрове господствуют *Eriophorum polystachion*, *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica*, местами обильны *Pyrola grandiflora*, *Valeriana capitata*, *Petasites frigidus*. В моховом покрове (ПП 50—80 %) большую роль играют печеночные мхи, *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium turgidum*. Достаточно разнообразны лишайники, но их ПП менее 10 %. Эти сообщества, как и ивняки, являются динамической стадией восстановления растительности после давнего оползания грунтов.

В районе локальных флор «Нгаранато» и «Неромаяха» отмечены локальные нарушения растительности, связанные с проездом гусеничного транспорта и стоянками изыскателей. В районе ЛФ «Бованенково» имеются большие площадные нарушения, уничтожены многие местообитания, особенно вдоль высокого правого берега р. Сёяха. Территорию ЛФ «Бованенково» мы вправе рассматривать как антропогенно трансформированную.

Всего в подзоне северных гипоарктических тундр п-ова Ямал зарегистрировано 247 видов, 106 родов, относящихся к 40 семействам (Ребристая, 1995б). Это меньше, чем в отдельной ЛФ той же подзоны в других секторах Арктики. Флора сосудистых растений 3 изученных локальных флор насчитывает 170 видов, относящихся к 81 роду и 35 семействам: ЛФ «Неромаяха» — 153 вида, 78 родов, 35 семейств; ЛФ «Нгаранато» — 155 видов, 79 родов, 35 семейств; ЛФ «Бованенково» — 137 видов, 73 рода, 32 семейства (табл. 1). Таким образом, в каждой ЛФ представлено 55.4 («Бованенково»), 61.9 («Неромаяха»), 62.7 («Нгаранато») % всей флоры подзоны СГТ п-ова Ямал, что отражает ландшафтную неоднородность этой территории и, возможно, продолжающееся расселение видов в связи с общей молодостью п-ова Ямал. Такой уровень таксономического богатства локальных флор достаточно типичен для северных гипоарктических тундр п-ова Ямал, но он значительно беднее, чем в локальных флорах той же подзоны в других секторах Арктики (табл. 2). Как видно из приведенных в табл. 2 цифр, в локальных флорах п-ова Ямал отсутствуют от 6 до 11 семейств и от 15 до 50 родов, представленных в локальных флорах других регионов.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав сосудистых растений локальных флор «Неромаяха»(*1*), «Нгаранато»(*2*), «Бованенково»(*3*)

Вид	Географические группы		Группы жизненных форм	Локальные флоры		
	I	II		*1*	*2*	*3*
Lycopodium alpinum L.	ГАА	Цо	ПЛ	2		
L. selago L. subsp. *apressum* (Desv.) Hult.	ГАА	Цо	ПЛ		1	1
L. selago subsp. *arcticum* Tolm.	А	Ц	ПЛ	1		
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	ГА	Ц	ТПД	2	3	3
E. fluviatile L.	Б	Ц	ТПД		2	
E. palustre L.	Б	Ц	ТПД	3	2	
E. pratense L.	Б	Ц	ТПД	2	2	
Sparganium hyperboreum Laest.	АБ	Ц	ТПП	2	2	2
Hierochloё alpina (Sw.) Roem. et Schult.	АА	Ц	ТПК	2	3	2
H. arctica C. Presl.	Б	Ц	ТПД	2		
H. pauciflora R. Br.	А	замАз	ТПД	2	2	2
Alopecurus alpinus Smith	А	Ц	ТПД	3	3	3
A. pratensis L. subsp. *alpestris* (Wahlenb.) Sel.	ГА	Ес	ТПД	2	1	2
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	АА	Ц	ТПД	3	3	3
Calamagrostis holmii Lange	А	замАз	ТПД	3	3	3
C. langsdorffii (Link) Trin.	Б	Ц	ТПД	2	2	2
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	ГАА	Ц	ТПД	3	3	2
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. subsp. *neglecta*	Б	Ц	ТПД	3	2	2
C. neglecta subsp. *groenlandica* (Schrank) Matusk.	А	Ц	ТПД	3	2	2
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	А	амАз	ТПК	2	2	2
D. glauca C. Hartm.	МА	Ц	ТПК	2	2	3
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	Б	замЕАЗ	ТПК	2		2
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	АА	Ц	ТПК	2	3	2
Poa alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena*	ГАА	Ц	ТПД	3	3	3
P. alpigena subsp. *colpodea* Jurtz. et Petrovsky	МА	Ц	ТПД	3	3	3
P. arctica R. Br.	АА	Ц	ТПД	3	3	3
P. pratensis L.	Б	Ц	ТПД	2	2	2
Dupontia fisheri R. Br.	А	Ц	ТПД	3	3	3
D. psilosantha Rupr.	А	Ц	ТПД	2	2	2
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	ГА	Ц	ТПД	2	2	3
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	А	Ц	ТПК		1	1
P. concinna (Th. Fries) Lindeb.	А	ЕАЗ	ТПК	2	2	2
Puccinellia sibirica Holmb.	ГА	еС	ТПК	3	2	2
Festuca brachyphylla Schult. et Schult. f.	АА	Ц	ТПК	1	3	1
F. ovina L.	Б	ЕАЗ	ТПК	5	5	5
F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	АА	Ц	ТПД	3	3	2
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey.	ГАА	Ц	ТПК	2	1	
E. medium Anderss.	ГА	Ц	ТПД	2	2	2
E. polystachion L.	АБ	Ц	ТПД	4	4	4
E. russeolum Fries	ГА	Ц	ТПД	3	3	3
E. scheuchzeri Hoppe	АА	Ц	ТПД	3	3	3
E. vaginatum L.	АБ	Ц	ТПК	3	3	2
Carex aquatilis Wahlenb.	Б	Ц	ТПД			2

Вид	Географические группы		Группы жизненных форм	Локальные флоры		
	I	II		1	2	3
Carex arctisibirica (Jurtz.) Czerep.	ГА	ЕАЗ	ТПД	5	5	3
C. chordorrhiza Ehrh.	АБ	Ц	ТПД	3	3	3
C. concolor R. Br.	МА	Ц	ТПД	3	3	3
C. glareosa Wahlenb.	А	Ц	ТПК	2	2	2
C. lachenalii Schkuhr. (*C. tripartita* auct.)	АА	Ц	ТПК	2	2	2
C. maritima Gunn.	А	Ц	ТПЛ	1	1	
C. quasivaginata B. Clarke	ГАА	Ц	ТПД	1	1	
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	МА	Ц	ТПН	3	3	3
C. rotundata Wahlenb.	ГА	Ц	ТПД	3	3	3
Juncus biglumis L.	АА	Ц	ТПК	1	2	2
J. castaneus Smith	ГАА	Ц	ТПД	1	2	2
Luzula confusa Lindb.	АА	Ц	ТПК	2	3	2
L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *frigida* (Buch.) V. Krecz.	ГАА	сЕ	ТПК	1	1	
L. nivalis Laest.	МА	Ц	ТПК	1	3	
L. wahlenbergii Rupr.	ГА	Ц	ТПК	3	3	3
Veratrum lobelianum Bernh.	Б	ЕАЗ	ТПК	2	2	2
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	АА	замЕАЗ	ТПЛ	1	2	2
Salix arctica Pall.	МА	Ц	КЧ	2	2	
S. glauca L.	ГАА	Ц	К	5	5	5
S. hastata L.	ГАА	замЕАЗ	КЧ		2	2
S. lanata L.	ГАА	зЕАЗ	К	4	4	4
S. nummularia Anderss.	АА	ЕАЗ	КЧ	2	3	2
S. polaris Wahlenb.	АА	замЕАЗ	КЧ	3	3	3
S. pulchra Cham.	ГА	замАз	КЧ	2	2	2
S. reptans Rupr.	А	ЕАЗ	КЧ	3	2	2
Betula nana L.	ГА	сЕ	КЧ	5	5	5
Oxyria digyna (L.) Hill	АА	Ц	ТПД	3	3	2
Rumex arcticus Trautv.	А	замЕАЗ	ТПК	3	3	1
Koenigia islandica L.	АА	Ц	МО	2	2	2
Polygonum viviparum L.	ГАА	Ц	ТПК	3	4	3
Stellaria crassifolia Ehrh.	АБ	Ц	ТПД	3	3	3
S. palustris Bunge	Б	ЕАЗ	ТПД	2	1	1
S. peduncularis Bunge	ГАА	ЕАЗ	ТПД	3	3	3
Cerastium arvense L.	АБ	Ц	ТПД		2	
C. jenisejense Hult.	ГАА	замЕАЗ	ТПС	3	3	2
C. maximum L.	АБ	замАз	ТПД	2	2	2
C. regelii Ostenf.	А	замАз	ТПС	2	2	2
Sagina intermedia Fenzl	А	Ц	ТПС	1	1	1
Minuartia biflora (L.) Schinz. et Thell.	АА	Ц	ТПС		1	1
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	АА	Ц	ТПС	3	2	3
Gastrolychnis angustiflora Rupr.	ГА	сЕ	ТПС	3	3	3
Dianthus repens Willd.	ГА	замАз	ТПС	2	2	2
Caltha arctica R. Br.	А	замАз	ТПН	3	3	3
C. palustris L.	Б	ЕАЗ	ТПН			2
Trollius asiaticus L.	Б	С	ТПК	2	2	2
Ranunculus borealis Trautv.	ГА	ЕАЗ	ТПК	3	3	3
R. gmelinii DC.	АБ	Ц	ТПН	2	2	2
R. hyperboreus Rottb.	А	Ц	ТПН	3	2	3

Вид	Географические группы		Группы жизненных форм	Локальные флоры		
	I	II		*1*	*2*	*3*
Ranunculus lapponicus L.	ГАА	Ц	ТПД	3	3	3
R. monophyllus Ovcz.	Б	ЕАЗ	ТПК	1	2	
R. nivalis L.	А	Ц	ТПК	1	2	2
R. pallasii Schlecht.	А	Ц	ТПД	3	2	2
R. pygmaeus Wahlenb.	МА	Ц	ТПК	2	2	2
R. reptans L.	Б	Ц	ТПН			1
Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz	ГА	замАз	ММ	2	2	2
Cardamine bellidifolia L.	АА	Ц	ТПС	2	2	
C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz	АБ	Ц	ТПК	3	2	2
Draba hirta L.	ГАА	Ц	ТПС	3	2	2
D. nivalis Liljebl.	А	Ц	ТПС	2	2	2
D. sibirica (Pall.) Thell.	ГА	еС	ТПН	3	2	
Cochlearia arctica Schlecht.	А	Ц	МО	2	2	3
C. groenlandica L.	А	Ц	МО			2
Parnassia palustris L. subsp. *neogaea* (Fern.) Hult.	ГАА	Ц	ТПК	3	3	3
Saxifraga cernua L.	АА	Ц	ТПД	3	3	3
S. foliolosa R. Br.	АА	Ц	ТПК	2	2	2
S. hieracifolia Waldst. et Kit.	АА	Ц	ТПК	2	1	2
S. hyperborea R. Br.	А	Ц	ТПК	2	1	2
S. nivalis L.	АА	Ц	ТПК	1	2	
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult.	АБ	ЕАЗ	ТПД	3	3	2
C. tetrandrum (Lund. ex Malmgr.) Th. Fries	А	Цо	ТПД	3	2	2
Rubus arcticus L.	Б	замЕАЗ	ТПО	3	3	3
R. chamaemorus L.	АБ	Ц	ТПД	4	4	4
Comarum palustre L.	АБ	Ц	ПК	3	3	3
Potentilla gelida C. A. Mey. subsp. *boreo-asiatica* Jurtz. et R. Kam.	АА	еС	ТПС	2	2	
P. kuznetzowii (Gowor.) Juz.	МА	вамЕс	ТПС		2	2
P. stipularis L.	ГАА	замАз	ТПС	2	2	2
Dryas octopetala L. subsp. *subincisa* Jurtz.	МА	зЕАЗ	КЧ	2	3	2
D. punctata Juz.	АА	замЕАЗ	КЧ	2		
D. vagans Juz.	А	зЕАЗ	КЧ		2	2
Astragalus alpinus L. subsp. *arcticus* (Bunge) Lindm.	МА	Ц	ТПД	2	3	3
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	МА	ЕАЗ	ТПС	2	2	2
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. W. Ball	МА	ЕАЗ	ТПС	2		
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	ГАА	замАз	КЧ	2	3	2
Viola biflora L.	АА	замЕАЗ	ТПК	2	2	
V. epipsiloides A. et D. Löve	ГА	замЕАЗ	ТПН	2	2	
Epilobium davuricum Fisch.	ГАА	Ц	ТПД	1		
E. palustre L.	АБ	Ц	ТПД	3	3	3
Chamerion angustifolium (L.) Holub	Б	Ц	ТПО			1
Hippuris lanceolata Retz.	ГА	Ц	ТПД	3	2	2
H. vulgaris L.	АБ	Ц	ТПД			2

Вид	Географические группы		Группы жизненных форм	Локальные флоры		
	I	II		*1*	*2*	*3*
Pachypleurum alpinum Ledeb.	АА	ЕАЗ	ТПС	3	3	3
Pyrola grandiflora Rad.	ГА	Ц	КЧ	3	3	2
Ledum decumbens (Ait.) Lodd	ГАА	замЕАЗ	КЧ	2	2	2
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogr.	ГА	Ц	КЧ		2	2
Arctous alpina (L.) Niedenzu	ГАА	Ц	КЧ	2	2	2
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	ГАА	Ц	КЧ	2	2	2
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd) Hult.	ГАА	Ц	КЧ	4	4	2
Androsace septentrionalis L.	АБ	Ц	МО	1	1	1
Armeria maritima L. s. l.	МА	Ц	ТПС	1	1	
Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni	ГАА	Ц	МО	2	2	2
Polemonium acutiflorum Willd.	ГА	замЕАЗ	ТПД	3	3	3
P. boreale Adams	ГАА	замЕАЗ	ТПД	1		
Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg.	АА	замЕАЗ	ТПК	3	3	3
Castilleja arctica Kryl. et Serg.	ГА	С	ТПС	3	2	
Pedicularis hirsuta L.	А	ЕАЗ	ТПС	2	2	2
P. hyperborea Vved.	ГА	С	МО	2	2	2
P. lapponica L.	ГАА	Ц	ТПД	3	2	2
P. albolabiata (Hult.) Yu. Kozhevn.	А	амАз	ТПД	3	2	2
P. interioroides (Hult.) Khokhr.	А	амАз	ТПД	3	2	2
P. verticillata L.	ГАА	замЕАЗ	ТПС	2		
Linnaea borealis L.	Б	Ц	КЧ	2	1	
Adoxa moschatellina L.	Б	Ц	ТПД	3	2	2
Valeriana capitata Pall. ex Link	ГАА	замЕАЗ	ТПД	3	3	3
Campanula rotundifolia L. s. l.	АБ	ЕАЗ	ТПС	3	2	2
Erigeron eriocalyx (Ledeb.) Vierh.	АА	еС	ТПК	2	2	
Antennaria villifera Boriss.	АА	ЕАЗ	ТПК	2	2	
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	ГА	Ц	ТПД	3	3	3
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	А	Ц	ТПК	2	2	2
Artemisia tilesii Ledeb.	МА	замЕАЗ	ТПД	3	3	3
Petasites frigidus (L.) Cass.	АБ	замЕАЗ	ТПД	4	3	3
Arnica iljinii (Maguire) Iljin	ГА	еАз	ТПК		1	
Senecio atropurpureus (Ledeb.) Fedtsch.	АА	еАз	ТПК	3	2	3
S. congestus (R. Br.) DC.	ГА	замЕАЗ	ТПК	1	1	3
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	АА	Ц	ТПС	3	2	2
T. glabrum DC.	МА	С	ТПС	1	1	
T. macilentum Dahlst.	ГА	замАз	ТПС	2	1	1
T. macroceras Dahlst.	ГАА	амАз	ТПС		1	

Примечание. Географические группы: I — широтные, II — долготные. Виды: Б — бореальный, АБ — арктобореальный, ГА — гипоарктический, ГАА — гипоарктоальпийский, А — арктический, МА — метаарктический, АА — арктоальпийский; Ц — циркумполярный, Цо — циркумполярный океанический (с разрывом в континентальных секторах Арктики), ЕАЗ — евразиатский, зЕАЗ — западноевразиатский, замЕАЗ — западноамериканско-евразиатский (преимущественно евразиатский с захождением на запад Северной Америки), С — сибирский, еС — то же с захождением на крайний восток европейской Арктики, Аз — североазиатский вид, замАз — то же с захождением на запад Северной Америки, амАз — то же с захождением в Северную Америку, сЕ — европейский с захождением в Западносибирскую Арктику, вамЕс — то же с распространением на востоке Северной Америки. Группы жизненных форм: К — кустарники, ПК — полукустарники, КЧ — кустарнички, ПЛ — плауны. ТПС — травы поликарпические стержнекорневые, ТПК — травы поликарпические короткокорневищные, ТПД — травы поликарпические длиннокорневищные, ТПЛ — травы поликарпические луковичные, ТПН — травы поликарпические наземноползучие, ТПО — травы поликарпические корнеотпрысковые, ТПП — травы поликарпические плавающие; МО — травы монокарпические малолетние, ММ — травы монокарпические многолетние. Ступени ландшафтной активности: 5 — особоактивные виды, 4 — высокоактивные, 3 — среднеактивные, 2 — низкоактивные, 1 — неактивные.

ТАБЛИЦА 2

Таксономическое богатство локальных флор в различных секторах Арктики

Регион	Локальная флора	Число			Литературный источник
		видов	родов	семейств	
П-ов Ямал	«Нeромаяха»	153	78	35	
	«Нгаранато»	155	79	35	
	«Бованенково»	137	73	32	
Восток Большеземельской тундры	«Хуптпэ»	193	96	35	Ребристая, 1977
	«Усть-Кара»	186	94	36	
П-ов Таймыр	«Тарея»	245	103	41	Матвеева, 1995
	«Рогозинка»	205	94	32	
Зап. Чукотка	«Сухарная»	208	102	36	Петровский, Заславская, 1981
	«Крутая Дресва»	250	120	45	
Чукотский п-ов	«Сиреники»	292	124	46	Катенин, Секретарева, 1996
	«Валькарваам»	254	117	45	

Изученные 3 локальные флоры очень близки по своему составу: высока общность на уровне семейств (лишь в ЛФ «Бованенково» отсутствуют 3 семейства — *Violaceae*, *Plumbaginaceae*, *Caprifoliaceae*, а *Asteraceae* и *Fabaceae* представлены меньшим числом видов) и родов (в ЛФ «Нeромаяха» не найдены роды *Chamerion*, *Andromeda*, *Arnica*; в ЛФ «Нгаранато» — *Hedysarum*, *Chamerion*; в ЛФ «Бованенково» — *Hedysarum*, *Viola*, *Armeria*, *Castilleja*, *Linnaea*, *Erigeron*, *Antennaria*, *Arnica*), что проявилось и в общности видового состава: 123 общих вида составляют от 79 до 89.8 % ЛФ. Коэффициент сходства Съёренсена—Чекановского для локальных флор «Нeромаяха» и «Нгаранато» — 93.5 % (144 общих вида), «Нeромаяха» и «Бованенково» — 85.5 % (124 общих вида), «Нгаранато» и «Бованенково» — 89 % (130 общих видов), а меры включения по Симпсону меньшей флоры в бóльшую составляют от 90.5 (ЛФ «Бованенково» в ЛФ «Нeромаяха») до 94.9 % (ЛФ «Бованенково» в ЛФ «Нгаранато») (табл. 3).

Специфические особенности каждой ЛФ незначительны. Наибольшее число специфических видов (8) обнаружено в ЛФ «Нeромаяха»: *Lycopodium alpinum* найден у подножия песчаного холма в редкоивняковой нивальной тундре; *L. selago* subsp. *arcticum* — очень редко на торфяных буграх в плоскополигональных тундрово-болотных комплексах; *Hierochloë arctica* встречается изредка на речной террасе

ТАБЛИЦА 3

Сходство видового состава 3 локальных флор Центрального Ямала

Локальная флора	Число видов				
	общих				специфических
	для 3 локальных флор	с ЛФ *1*	с ЛФ *2*	с ЛФ *3*	
«Нeромаяха» (*1*)	123/80.4	**153**	21	1	8/5.2
«Нгаранато» (*2*)	123/79.4	21	**155**	7	4/2.6
«Бованенково» (*3*)	123/89.8	1	7	**137**	6/4.4

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — доля от суммы видов в ЛФ, %.

ТАБЛИЦА 4

Место 10 ведущих семейств во флоре района и в локальных флорах

Семейство	Флора в целом		ЛФ «Нeромаяха»		ЛФ «Нгаранато»		ЛФ «Бованенково»	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Poaceae	28/16.4	1	26/17.0	1	27/17.4	1	27/19.7	1
Cyperaceae	16/9.4	2	15/9.8	2	15/9.7	2	13/9.5	2
Asteraceae	13/7.6	3	11/7.2	3	13/8.4	3	8/5.8	5
Caryophyllaceae	12/7.0	4—5	10/6.5	4—5	12/7.7	4	12/8.8	3
Ranunculaceae	12/7.0	4—5	10/6.5	4—5	10/6.4	5	11/8.0	4
Rosaceae	9/5.3	6	7/4.6	6—10	8/5.2	6—7	7/5.1	6—7
Salicaceae	8/4.7	7—8	7/4.6	6—10	8/5.2	6—7	7/5.1	6—7
Brassicaceae	8/4.7	7—8	7/4.6	6—10	7/4.5	8—9	6/4.4	8—9
Saxifragaceae	7/4.1	9—10	7/4.6	6—10	7/4.5	8—9	6/4.4	8—9
Scrophulariaceae	7/4.1	9—10	7/4.6	6—10	6/3.9	10	5/3.6	10
Всего	110/64.7		107/69.9		113/72.9		102/74.7	

Примечание. А — число видов (в числителе — абсолютное, в знаменателе — доля от общего числа видов ЛФ, %). Б — место семейства в ряду по убыванию числа видов.

р. Нерутаяха (самое северное местонахождение вида); *Dryas punctata* — изредка в кустарничковых тундрах высокой морской равнины; *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum* — редко на разнотравных песчаных склонах. *Epilobium davuricum* найден на пятнах голого грунта в бугорковой ерничково-моховой тундре, *Polemonium boreale* — на склоне песчаного языка, спускающегося в долину р. Мордыяха, *Pedicularis verticillata* найден 1 раз на речной террасе р. Нерутаяха. Большинство специфических видов — виды псаммофитных местообитаний, встречающиеся на низких гипсометрических уровнях в ландшафтах этого района.

Для ЛФ «Нгаранато» выявлены 4 специфических вида. *Equisetum fluviatile* найден в воде ручья (самое северное местонахождение вида на п-ове Ямал), *Cerastium arvense* — очень редко на речной террасе, *Arnica iljnii* — на разнотравном песчаном склоне, *Taraxacum macroceras* — на деградированном теле старого оползня.

В ЛФ «Бованенково» отмечено 6 видов, в основном более южного распространения, отсутствующих в соседних локальных флорах. Возможно, это связано с антропогенным нарушением покрова, приведшим к некоторому обогащению экотопов: найдены *Carex aquatilis* (наряду с обычным там *Carex concolor*), *Caltha palustis* (наряду с *C. arctica*), *Hippuris vulgaris* (наряду с *H. lanceolata*), а также *Ranunculus reptans*, *Cochlearia groenlandica*, *Chamerion angustifolium*. Последний вид, возможно, занесен, это его самое северное местонахождение.

Таксономический спектр семейств (табл. 4) является типичным для флор северных гипоарктических тундр равнинных районов (Ребристая, 1977): низкое положение семейств *Brassicaceae*, *Saxifragacea*, *Scrophulariaceae* при стабильном составе первых 5 семейств. По сравнению с европейскими арктическими локальными флорами возросла роль сем. *Poaceae* (значительный отрыв от следующих семейств) (Ребристая, 1977), по сравнению с таймырскими (Соколова, 1984) усилена роль семейств *Salicaceae* (6—7-е место против 10—12-го), *Cyperaceae* (2-е — против 3—4-го), *Ranunculaceae* (4—5-е против 6—8-го), *Asteraceae* (3-е — против 5—6-го) и ослаблена роль семейств *Brassicaceae* (7—8-е — против 2-го), *Saxifragaceae* (9—10-е — против 5—7-го) (Соколова, 1984). В 10 ведущих семейств не входит сем. *Fabaceae*. Состав 10 ведущих семейств при небольших колебаниях их порядкового номера больше соответствует таксономическому спектру северных гипоарктических флор европейского Северо-Востока, чем таковому восточносибирских и чукотских локальных флор этой

ТАБЛИЦА 5

Состав географических долготных фракций в локальных флорах Центрального Ямала

Локальная флора	Географические долготные фракции, в % от числа видов ЛФ			
	циркумполярная	евразиатская	азиатская	европейская
«Неромаяха»	57.5	24.8	15.0	2.6
«Нгаранато»	58.1	22.6	16.1	3.2
«Бованенково»	59.9	24.1	13.1	2.9

подзоны (Ребристая, 1977; Петровский, Заславская, 1981; Соколова, 1984; Катенин, Секретарева, 1996).

ЛФ «Неромаяха» и ЛФ «Нгаранато» имеют сходные таксономические спектры, соответствующие флористическому спектру района. Небольшие различия в ЛФ «Бованенково» связаны с антропогенным воздействием на растительный покров — выпадает часть видов сем. *Asteraceae*, и оно переходит на 5-е место, в то же время усиливается относительная роль сем. *Caryophyllaceae*.

Первые по числу видов 10 семейств составляют 70 % и более от каждой ЛФ (признак большей «арктичности»), что связано с обедненностью флор п-ова Ямал за счет маловидовых семейств и родов.

Оценивая географическую структуру локальных флор, следует подчеркнуть ее сходство во всех 3 локальных флорах и абсолютное преобладание циркумполярных видов (табл. 5), в 1.5 раза превышающее долю этих видов в сибирских и чукотских локальных флорах. По составу широтных географических элементов все 3 локальные флоры также очень близки (табл. 6). Их особенностью является одинаковая роль собственно арктических и арктоальпийских видов при незначительном участии метаарктических (в отличие от более восточных флор, где доминируют арктоальпий-

ТАБЛИЦА 6

Состав широтных географических групп в локальных флорах (А) Центрального Ямала и в их активном ядре (Б)

Географическая широтная группа	Локальные флоры					
	«Неромаяха»		«Нгаранато»		«Бованенково»	
	А	Б	А	Б	А	Б
Бореальная	16/10.4	5/7.0	14/9.0	2/3.3	14/10.2	2/4.0
Арктобореальная	15/9.8	11/15.5	16/10.3	9/15.0	16/11.7	7/14.0
Бореальная фракция	**31/20.3**	**16/22.5**	**30/19.4**	**11/18.3**	**30/21.9**	**9/18.0**
Гипоарктическая	25/16.3	14/19.7	27/17.4	12/20.0	23/16.8	12/24.0
Гипоарктоальпийская	27/17.6	13/18.3	26/16.8	12/20.0	22/16.0	8/16.0
Гипоарктическая фракция	**52/34.0**	**27/38.0**	**53/34.2**	**24/40.0**	**45/32.8**	**20/40.0**
Арктическая	27/17.6	12/16.9	28/18.1	4/6.7	28/20.4	7/14.0
Метаарктическая	13/8.5	4/5.6	14/9.0	7/11.7	10/7.3	6/12.0
Арктоальпийская	30/19.6	12/16.9	30/19.4	14/23.3	24/17.5	8/16.0
Арктическая фракция	**70/45.8**	**28/39.4**	**72/46.4**	**25/41.7**	**62/45.2**	**21/42.0**
Всего видов	153/100	71/100	155/100	60/100	137/100	50/100

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — доля от общего числа видов ЛФ (А) и от числа видов активного ядра ЛФ (Б), %.

ские и метаарктические виды; Петровский, Заславская, 1981; Соколова, 1984; Катенин, Секретарева, 1996).

В целом в локальных флорах Центрального Ямала доминируют виды арктической фракции (45.2—46.4 %), на втором месте — виды гипоарктической фракции (32.8—34.2 %) и на последнем — виды бореальной фракции (19.4—21.9 %), причем максимальное участие бореальных видов отмечено в антропогенно трансформированной ЛФ «Бованенково» при уменьшении роли видов гипоарктической и арктической фракций. Подзональная специфика резче проявляется при анализе активного ядра флоры по широтным географическим элементам. Среди активных видов (5—3-я ступени активности) (Юрцев, 1968; Ребристая, 1995в) на первое место выдвигаются виды гипоарктической фракции с незначительным перевесом над видами арктической фракции. Однако следует отметить, что в наименее нарушенной ЛФ «Нeромаяха» в активном ядре флоры сохраняется существенная роль видов бореальной фракции.

Оценивая локальные флоры по доле участия криофитной фракции (Юрцев, 1981), мы относим их к среднекриофитным. Соотношение криофитов к некриофитам довольно устойчиво: 2.4 (ЛФ «Нгаранато»), 2.2 (ЛФ «Неромаяха»), 2.1 (ЛФ «Бованенково»), что в 2—3 раза меньше, чем в локальных флорах п-ова Таймыр (Соколова, 1985) из той же подзоны. При сравнении географической структуры изученных локальных флор п-ова Ямал с сопоставимыми локальными флорами других регионов выявляются их различия: на п-ове Таймыр (ЛФ «Ая-Турку», ЛФ «Шайтан», ЛФ «Тарея»; Соколова, 1984) при меньшем участии видов бореальной (13.5—16.3 %) и гипоарктической (!) (7.6—12.1 %) фракций на первое место выдвигаются арктоальпийские виды (32.6—38.2 %) при значительном участии метаарктических (28.6—32.7 %) и минимальном — арктических (7.8—9.9 %). В целом арктическая фракция составляет более 70 % — это умеренно высококриофитные локальные флоры. В локальных флорах низовьев р. Колымы (ЛФ «Сухарная», ЛФ «Крутая Дресва»; Петровский, Заславская, 1981) широтная структура достаточно близка к таковой ямальских: бореальная фракция составляет 20.5—33.3 %, гипоарктическая — 33.2—32.9, арктическая — 46.4—33.8 %, но основу последней составляют арктоальпийские виды. В сопоставимых локальных флорах Чукотского п-ова (ЛФ «Сиреники», ЛФ «Синевеем», ЛФ «Валькарваам»; Катенин, Секретарева, 1996) бореальная фракция составляет 13.0—14.7 %, гипоарктическая — 24.0—28.4, арктическая — 56.9—63.0 % при доминировании метаарктических видов среди последних. Таким образом, в изученных локальных флорах п-ова Ямал доминирующая арктическая фракция (собственно арктические и арктоальпийские виды при минимуме метаарктических) насчитывает на 20 % меньше видов, чем в локальных флорах Таймыра и Чукотки. По географическому широтному спектру локальные флоры Центрального Ямала более близки к равнинным локальным флорам низовьев р. Колымы.

Оценивая ценотическую роль видов и их приуроченность к отдельным типам экотопов, следует отметить узкую экологическую приуроченность большинства видов (табл. 7). Они встречаются в одном или нескольких близких типах экотопов, нередко широко распространенных в ландшафте. Стенотопные виды составляют более половины видов локальных флор, среди них есть и среднеактивные виды: *Equisetum palustre*, *Hierochloë alpina* (только в ЛФ «Нгаранато»), *Dupontia fisheri*, *Eriophorum russeolum*, *Carex chordorrhiza*, *Minuartia rubella*, *Comarum palustre* и др., в основном виды болотных и песчаных экотопов.

Как показал Б. А. Юрцев (1968), ценотические особенности видов определяются не только широтой экологической амплитуды, но и степенью распределения по территории и общим уровнем численности. Юрцевым выделено 5 ступеней активности видов, которые объединены в 2 группы: высшая (5—3-я ступени активности) и низшая (2—1-я ступени активности). Анализ ЛФ по составу видов различной степени ландшафтной активности показал следующие соотношения групп активности (табл. 8).

В изученных локальных флорах преобладают низкоактивные виды, составляющие вкупе с неактивными более половины видов каждой ЛФ. Однако им не очень сильно

ТАБЛИЦА 7

Представленность видов с разной экологической амплитудой в локальных флорах Центрального Ямала

Локальная флора	Виды					
	эвритопные и гемиэвритопные		гемистенотопные		стенотопные	
	А	Б	А	Б	А	Б
«Неромаяха»	16	10.4	56	36.6	81	52.9
«Нгаранато»	18	11.6	56	36.1	81	52.2
«Бованенково»	15	10.9	57	41.6	65	47.4

Примечание. А — абсолютное число видов, Б — доля от общего числа видов ЛФ, %.

уступают среднеактивные виды, образующие 2-ю по значению группу. К числу особоактивных видов относятся *Salix glauca*, *Betula nana*, *Carex arctisibirica*, *Festuca ovina*. Высокоактивны в районе *Eriophorum polystachion*, *Salix lanata*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Polygonum viviparum*, в ЛФ «Неромаяха» — *Petasites frigidus*. Чем более нарушена ЛФ, тем бóльшую часть составляют неактивные виды, при этом происходит переход среднеактивных видов в группу низкоактивных. В наименее нарушенной ЛФ «Неромаяха» средне- и низкоактивные виды примерно равны по численности, тогда как в нарушенных локальных флорах среднеактивных видов в 1.5 раза меньше. В антропогенно трансформированной ЛФ «Бованенково» активность *Carex arctisibirica* снижена с 5 до 3 баллов, *Vaccinium vitis-idaea* — с 4 до 2. Вместе с тем увеличили свою активность *Arctophila fulva*, *Cochlearia arctica*, *Ranunculus hyperboreus*, *Deschampsia glauca*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale* — виды-нейтрофилы и ценофобные виды, предпочитающие открытые группировки.

Заканчивая общую характеристику локальных флор Центрального Ямала, отметим специфичность состава жизненных форм видов (табл. 9). По сравнению с ЛФ «Тарея» (Полозова, 1978) в локальных флорах Центрального Ямала меньше представлены кустарники (всего 2 вида — *Salix lanata*, *S. glauca*; *Betula nana* — редко, в отдельных экотопах имеет жизненную форму кустарника, преимущественно же — кустарничек). Кустарнички представлены 15—16 видами. Основу составляют поликарпические травы, среди которых доминируют длиннокорневищные, тогда как в ЛФ «Тарея» на первом месте стоит группа стержнекорневых (31.7 %) с небольшим

ТАБЛИЦА 8

Распределение видов 3 локальных флор Центрального Ямала по группам ландшафтной активности

Локальная флора	Группы активности						
	высшая—средняя (5—3)				низшие (2, 1)		
	особо-активная (5)	высоко-активная (4)	средне-активная (3)	всего	низко-активная (2)	неак-тивная (1)	всего
«Неромаяха»	4/2.6	5/3.3	62/40.5	**71/46.4**	62/40.5	20/13.7	**82/53.6**
«Нгаранато»	4/2.6	5/3.2	51/32.9	**60/38.7**	75/48.4	20/12.9	**95/61.3**
«Бованенково»	3/2.2	3/2.2	44/32.1	**50/36.5**	76/55.5	11/8.0	**87/63.5**

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — доля от общего числа видов в ЛФ, %.

ТАБЛИЦА 9

Состав локальных флор по группам жизненных форм

Жизненная форма	ЛФ «Нероманха»		ЛФ «Нгаранато»		ЛФ «Бованенково»	
	А	Б	А	Б	А	Б
Кустарники	2	1.3	2	1.3	2	1.4
Кустарнички	15	11.1	18	11.6	15	11.7
Полукустарники	1	0.6	1	0.6	1	0.7
Плауны	2	1.3	1	0.6	1	0.7
Травы поликарпические	**128**	**83.7**	**127**	**81.9**	**111**	**80.3**
в том числе:						
стержнекорневые	24	15.7	23	14.8	19	13.9
короткокорневищные	39	25.5	40	25.8	32	23.3
длиннокорневищные	57	37.2	56	36.1	52	38.0
корнеотпрысковые	1	0.6	1	0.6	1	0.7
наземноползучие	6	3.9	6	3.9	6	4.4
луковичные	1	0.6	1	0.6	1	0.7
Травы монокарпические	**5**	**3.3**	**5**	**3.3**	**6**	**4.4**
в том числе:						
малолетние	4	2.7	4	2.7	5	3.6
многолетние	1	0.6	1	0.6	1	0.7

Примечание. А — абсолютное число видов, Б — доля от общего числа видов ЛФ, %.

перевесом над длиннокорневищными (31.0 %). В локальных флорах Центрального Ямала резко снижено число стержнекорневых трав (в процентном отношении в 2 раза меньше, чем в ЛФ «Тарея»), тогда как короткокорневищные составляют 1/4 часть, как и в ЛФ «Тарея». Спектры жизненных форм по группам в изученных локальных флорах очень близки. В антропогенно трансформированной ЛФ «Бованенково» лишь меньше представлены стержнекорневые и короткокорневищные виды, а число монокарпических возросло на 1 вид.

Сравнение 3 изученных локальных флор показало их значительное сходство по всем параметрам: видовому богатству, таксономической и географической структуре, ландшафтной активности, но главное — высокое сходство видового состава (более 90 %) и высокие меры включения одной ЛФ в другую. Все эти локальные флоры относятся к одной конкретной флоре (КФ) «Мордыяха», представляющей собой элементарный флористический район от верховьев правых притоков р. Мордыяха до слияния рек Сёяха и Мордыяха. Для равнинных флор п-ова Ямал ранее (Ребристая, 1987) были отмечены малые площади выявления конкретных флор и большие площади самих конкретных флор, что полностью подтверждается на примере изученных локальных флор. ЛФ «Бованенково» несколько отличается от ЛФ «Нероманха» и ЛФ «Нгаранато», представляя собой антропогенно трансформированную флору и показывая общее направление изменения флор при антропогенном воздействии.

По своим показателям локальные флоры Центрального Ямала более близки к таковым восточноевропейской Арктики, чем подтверждается отнесение п-ова Ямал к Европейско-Западносибирской провинции, Ямало-Гыданской подпровинции (Юрцев и др., 1978).

В заключение приносим сердечную благодарность Т. Г. Полозовой за обработку материалов по жизненным формам и Б. А. Юрцеву за критические замечания, высказанные в процессе работы над статьей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-49779).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Кормовая база ямальского оленеводства // Сов. оленеводство. 1934. Вып. 1. С. 99—164.

Арктическая флора СССР. Вып. 1—10. Л., 1960—1987.

Бучкина Н. П. Почвы типичной тундры полуострова Ямал и их устойчивость к механическим воздействиям: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1996. 18 с.

Генкель П. А. О цветковых растениях м. Пайндте на Ямале и о. Диксона, собранных летом 1924 г. // Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермском ун-те. 1925. С. 321—326.

Генкель П. А. О цветковых растениях Ямала и Явая, собранных летом 1925 г. // Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермском ун-те. 1926. С. 437—445.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л., 1935. 142 с.

Житков Б. М. Полуостров Ямал // Зап. Рус. геогр. об-ва. 1913. Т. 49. С. 1—449.

Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н. и др. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 250 с.

Катенин А. Е., Секретарева Н. А. Положение южной части Чукотского полуострова в системе флористического районирования Чукотки // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 66—81.

Матвеева Н. В. Зональные факторы среды и структура растительного покрова тундровой зоны (на примере Таймыра): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 48 с.

Николаева М. Г. Кустарниковый тип растительности южной части Большого и Малого Ямала // Бот. журн. 1941. Т. 26. № 1. С. 52—86.

Петровский В. В., Заславская (Королева) Т. М. К флоре правобережья реки Колымы близ ее устья // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 662—673.

Пигнатти В. Гербарий Тобольского Губ. музея III. Список растений, собранных в окрестностях бухты Находка на западном берегу Обской губы // Ежегодник Тобольского Губ. музея. 1915. Вып. 24. С. 1—14.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 114—143.

Природа Ямала. Екатеринбург, 1995. 436 с.

Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта, м. 1 : 1 500 000 / Под ред. И. С. Ильиной. М., 1976. 4 л.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Ребристая О. В. Опыт применения метода конкретных флор в Западносибирской Арктике (Ямал) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 67—95.

Ребристая О. В. О новых и редких для Западносибирской Арктики видах рода *Carex* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 131—134.

Ребристая О. В. Редкие, нуждающиеся в охране виды растений полуострова Ямал // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 140—144.

Ребристая О. В. Реликты во флоре Ямала // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. Томск, 1995а. С. 59—61.

Ребристая О. В. Флора Ямала: Таксономическое разнообразие // Факторы таксономического и хорологического разнообразия: Программа и тез. докл. СПб., 1995б. С. 65.

Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Белого (Карское море) // Бот. журн. Т. 80. № 7. 1995в. С. 26—36.

Ребристая О. В., Хитун О. В., Чернядьева И. В., Лейбман М. О. Динамика растительности на криогенных оползнях в центральной части полуострова Ямал // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 31—48.

Ребристая О. В., Юнак Р. И. О новых и более редких растениях полуострова Ямал // Нов. сист. высш. раст. Л., 1975. Т. 12. С. 281—284.

Сапожников В. В., Никитина Е. В. Нижняя Обь и Обская губа в 1919 г. // Изв. Рус. геогр. о-ва. 1923. Т. 15. 1919—1923. Вып. 1. С. 125—131.

Соколова М. В. Количественное сравнение восьми конкретных флор Таймыра по их таксономической структуре (Арктическая Средняя Сибирь) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 840—849.

Соколова М. В. Сравнение географической структуры конкретных флор Таймыра из тундровой зоны (Арктическая Средняя Сибирь) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 9. С. 1224—1232.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористического исследования. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Рус. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И., Ребристая О. В. Вопросы истории флоры европейской и западносибирской Арктики в их связи с палеогеографией антропогена // Корреляция новейших отложений севера Евразии. Л., 1970. С. 70—74.

Украинцева Н. Г. Ивняковые тундры Ямала как индикатор засоленности мерзлых пород // Фундаментальные исследования криосферы земли в Арктике и Субарктике (итоги и перспективы): Тез. докл. годичного собрания. Пущино, 1996. С. 121—122.

Флора Западной Сибири. Т. 1—12. Томск, 1927—1964.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Распределение криофитов во флоре Чукотской тундры // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX симп. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 50.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 219—241.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение в разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Kjellman F. R. Die Phanerogamenflora der Sibirischen Nordküste // Nordenskiold A. E. Die wissentschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition. Leipzig, 1883. Bd 1. S. 94—139.

Rebristaya O. V. Comparative floristic studies in the Yamal peninsula (West Siberian Arctic) // Arctic research (Advances and prospect). Proceeding of the conference of Arctic and Nordic Countries of research in the Arctic. Leningrad, December 1987. M., 1990. P. 249—252.

Śirjaev G. Enumeratio plantarum quas K. Misa in Sibirica arctica legit // Acta botanica bohemica. 1923. Vol. 11. S. 40—45.

Trautvetter E. R. Rossiae arcticae plantas quasdam a peregrinatoribus variis in variis locis lectas // Acta Horti Petropolitani. 1879. T. 6. Fasc. 1. S. 539—554.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 VII 1997

SUMMARY

The list of the species of the three Central Yamal's local floras (LFs) (northern hypoarctic tundra subzone) is reported for the first time. It numbers 170 species referred to 81 genera, 35 families. Yamal's LFs differ from other Arctic regions in the same subzone by lower species diversity, whereas the number of families is rather constant. In total, Arctic fraction prevails (due to pure arctic and arcto-alpine species along with the few meta-arctic species) over hypoarctic fraction in LFs. Hypoarctic fraction is dominant in floras active core. The Circumpolar species predominate in LFs (57.5—59.9 %). Stenotope (47.4—52.9 %), low- and non-active (53.6—63.5 %) species are dominant in the vegetative cover. The number of species is decreased in anthropogenically transformed LF «Bovanenkovo» due to the lack of some *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Violaceae* species, the portion of boreal species is increased a little, landscape activity of certain species is changed: the role of neutrophilous and coenophobic species increased, while the role of high- and moderate-active species decreased, the role of non-active species increased as a whole. All studied LFs could be referred to as one elementary floristic district, a concrete flora.

УДК 581.52 : 631.416

© И. В. Дроздова, Н. В. Алексеева-Попова

ТИПЫ МИНЕРАЛЬНОГО ОБМЕНА РАСТЕНИЙ ЮЖНОЙ ЧУКОТКИ

I. V. DROZDOVA, N. V. ALEXEEVA-POPOVA. TYPES OF MINERAL EXCHANGE OF PLANTS IN SOUTH CHUKOTKA

Приведены данные о формах содержания K, Ca, Mg в растениях, произрастающих на ультраосновных и кислых горных породах Южной Чукотки. На основании соотношения K/Ca в водной фракции установлены типы минерального обмена (оксалатный, кальциотрофный, калиевый) для более чем 60 видов растений из 16 семейств, что позволило на новом аналитическом материале подтвердить представление о наличии определенного типа минерального обмена у растений различных таксономических групп. Показано, что у большинства видов тип минерального обмена сохраняется в геохимически и экологически контрастных местообитаниях. Установлено, что преимуществом при заселении серпентинитовых почв обладают виды, адаптированные к очень низкому уровню растворимого Ca во внутренней среде (оксалатный тип обмена) и способные связывать избыток Mg в виде оксалата.

Наряду с огромным морфологическим разнообразием существуют и значительные различия в функциональных характеристиках растений, например в поглощении, транспорте и накоплении минеральных веществ у разных видов (Устойчивость..., 1991). Эти различия могут проявляться даже у близкородственных видов (Алексеева-Попова, Дроздова, 1996). Важное место среди работ, посвященных изучению минерального обмена растений различных таксономических групп, занимают те, в которых исследуются особенности обмена Ca (Iljin, 1944; Kinzel, 1969, 1982, 1985, 1989; Bradfield, 1977; Kinzel, Lechner, 1992). Это не случайно, поскольку Ca выполняет многообразные функции в обмене веществ клеток и организма в целом. Они связаны с влиянием Ca на структуру мембран, ионные потоки через них, на биоэлектрические явления, перестройки цитоскелета, процессы поляризации клеток и тканей и др. (Calcium..., 1990). Ca участвует в первичных механизмах поступления ионов в клетки корня. На это указывает тот факт, что почти вся катионообменная поверхность корня занята Ca и частично H^+. Ограничивая поступление других ионов в растения, Ca способствует устранению токсичности избыточных концентраций ионов аммония, алюминия, марганца и железа.

По соотношению уровня K и водорастворимого Ca ($Ca_в$) в растении определяется присущий виду тип минерального обмена (Horak, Kinzel, 1971; Bradfield, 1977):

— оксалатный тип — с чрезвычайно низким содержанием водорастворимого Ca ($K/Ca_в > 10$);

— кальциотрофный тип, характеризующийся накоплением растениями большого количества Ca в водорастворимой форме ($K/Ca_в \leqslant 1$);

— калиевый, при котором растения содержат только небольшие количества водорастворимого Ca по сравнению с K ($K/Ca_в > 1$).

Следует отметить, что растения с разным типом минерального обмена различаются по соотношению подвижных водорастворимых и прочносвязанных (прежде всего в форме оксалата) кислоторастворимых форм Ca. Так, если у растений с оксалатным типом обмена гораздо выше содержание Ca в форме оксалата, а у растений с кальциотрофным типом обмена — в водорастворимой форме, то у большинства растений с калиевым типом обмена не наблюдается резкого превалирования одной формы Ca над другой.

Поскольку особенности минерального обмена дикорастущих видов арктической флоры, в частности на Чукотке, практически не изучены, представляло интерес исследование растений разных таксономических групп. В нашей предыдущей работе (Алексеева-Попова, Дроздова, 1996) приведены данные о своеобразии минерального состава растений ряда семейств на ультраосновных горных породах Южной Чукотки. Мы показали, что в растениях на серпентинитах значительно изменяется общее содержание основных катионов: уменьшается Ca^{2+} и увеличивается Mg^{2+} по сравнению с зональной растительностью. Представители так называемой «серпентинитовой флоры» характеризуются также значительным уровнем содержания Ni. Однако нет сведений о том, каковы формы содержания этих катионов в растениях. Сравнение особенностей минерального обмена тех же видов, произрастающих в других геохимических условиях, позволяет раскрыть характер адаптации к изменению уровня доступных форм Ca и Mg в почве. Эти сведения важны для понимания распределения по экотопам с контрастным химизмом разных групп растений Берингийской Арктики.

Материал и методы

Образцы более 60 видов растений были собраны в основных типах местообитаний на горе Горбатой Усть-Бельского серпентинитового массива (среднее течение р. Анадырь) и на скалистых обнажениях вдоль берега р. Анадырь: Верхние и Нижние Утесики, а для сравнения — на кислых древнеаллювиальных почвах в долине р. Анадырь (террасы, песчаный вал) у подножия горы Горбатой (южные гипоарктические тундры, близкие к плакорным). Растительный материал собирали по отдельным видам. Образцы некоторых видов были собраны в нескольких экотопах. У большинства видов травянистых растений исследовали вегетативную надземную часть целиком, у кустарников и кустарничков — листья.

Формы содержания K, Ca, Mg определяли по E. Bradfield (1977). Метод позволяет установить содержание водорастворимых форм Ca и Mg, а также более прочносвязанных, прежде всего карбонатов Ca и Mg во фракции уксусной кислоты и оксалатов Ca и Mg, растворимых только в соляной кислоте. Поскольку весь K, содержащийся в клетке, находится в водорастворимой форме, его определяли только в водной фракции. Для определения свободных и связанных форм K, Ca и Mg последовательно экстрагировали сухой материал водой, а затем растворами 1N CH_3COOH и 1N HCl. Количество K, Ca и Mg по фракциям определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS 1N. Пробы для анализа отбирали в 3-кратной повторности.

Результаты и обсуждение

Фракционный состав K, Ca, Mg для отдельных видов растений приводится в табл. 1. У всех исследованных нами видов сем. *Caryophyllaceae*, встречающихся на серпентинитах, доля водорастворимого Ca была очень низкой и составляла от 2 до 14 % от общего содержания (табл. 1). Соотношение K/Ca_B у тех же видов было очень высоким, что позволяет их отнести к растениям с оксалатным типом обмена (рис. 1). Такой тип обмена у видов сем. *Caryophyllaceae* отмечен и в других географических областях (Horak, Kinzel, 1971).

Оксалатный тип обмена был характерен для всех изученных видов сем. *Caryophyllaceae* независимо от экологических условий и уровня общего Ca в отдельных образцах растений. Так, у *Silene acaulis* — вида, характеризующегося максимальным для семейства накоплением Ca, лишь 2 % элемента приходилось на водорастворимую фракцию, остальное содержалось в виде оксалата. Следует отметить, что у *Minuartia arctica* при различном общем содержании Ca в образцах растений, собранных в разных экотопах, распределение элемента между водной и кислотной фракциями остается постоянным — 4 и 96 % соответственно. Обнаружено, что в 1/3 всех исследованных видов сем. *Caryophyllaceae* содержится больше кислоторастворимого

ТАБЛИЦА 1

Содержание водорастворимых (В) и кислоторастворимых (K_{HCl}) форм Ca, Mg, K в растениях

Вид	Элементы, мкмоль/г				
	K	Ca		Mg	
	B	B	K_{HCl}	B	K_{HCl}
Poaceae					
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	171.0	18.00	23.3	62.5	32.9
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	171.0	13.50	13.6	38.9	17.5
То же	97.4	32.50	32.6	113.0	40.8
Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.	247.0	23.50	17.1	45.8	13.5
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	186.0	17.80	14.9	54.2	15.2
*То же	232.0	25.80	27.5	30.6	15.4
Festuca altaica Trin.	236.0	24.10	27.5	50.0	26.9
То же	337.0	14.10	19.5	35.6	18.3
Poa glauca Vahl.	186.0	38.80	26.3	32.9	26.0
Cyperaceae					
Carex glacialis Mackenz.	71.8	6.63	23.8	47.9	102.0
C. lugens H. T. Holm	168.0	38.80	47.5	123.0	23.3
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	205.0	12.10	27.5	32.1	25.8
C. podocarpa R. Br.	206.0	45.00	27.5	123.0	37.5
C. rupesrtis Bell. ex All.	126.0	15.10	26.1	93.8	66.4
C. scirpoidea Michx.	228.0	18.50	20.0	163.0	43.8
То же	191.0	26.30	25.5	113.0	43.8
**Eriophorum angustifolium* Honck	94.9	43.80	36.3	64.6	20.4
E. triste (Th. Fries) A. Löve et Hadac.	186.0	16.10	21.9	83.3	50.0
E. vaginatum L.	149.0	10.60	17.0	43.8	30.8
То же	101.0	19.50	22.9	26.5	24.3
Kobresia sibirica Turcz.	176.0	19.00	15.3	142.0	66.7
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz. subsp. *subfilifolia* (Egor., Jurtz. et Petrovsky) Egor.	200.0	15.60	14.6	140.0	58.3
То же	128.0	17.90	30.0	97.1	75.0
K. simpliciuscula subsp. *subholarctica* Egor.	151.0	18.80	20.0	163.0	43.8
Polygonaceae					
Polygonum ellipticum Willd. ex Spreng	114.0	55.00	211.0	327.0	91.7
То же	424.0	27.50	138.0	108.0	62.5
P. tripterocarpum A. Gray	66.7	19.80	57.5	263.0	60.4
*То же	201.0	19.30	65.0	50.0	31.9
P. viviparum L.	291.0	24.80	61.3	100.0	97.9
Oxyria digyna (L.) Hill.	359.0	8.00	555.0	438.0	713.0
Portulacaceae					
Claytonia acutifolia Pall. ex Roem. et Schult.	604.0	9.00	155.0	227.0	146.0
C. arctica Adams	614.0	9.88	138.0	388.0	435.0
Caryophyllaceae					
Lychnis samojedorum Sambuk	349.0	8.63	254.0	352.0	246.0
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	196.0	10.90	270.0	165.0	100.0
То же	310.0	6.00	140.0	188.0	150.0
M. obtusiloba (Rydb.) Hause	98.7	12.30	304.0	81.3	358.0
M. rubella (Wahl.) Hiern	181.0	6.88	43.8	121.0	238.0
Silene acaulis (L.) Jacq.	440.0	14.50	648.0	144.0	183.0

Вид	Элементы, мкмоль/г				
	K	Ca		Mg	
	B	B	K_{HCl}	B	K_{HCl}
Ranunculaceae					
Thalictrum alpinum L.	247.0	63.80	161.0	113.0	152.0
Rosaceae					
Dryas incisa Juz.	55.0	24.10	126.0	38.3	85.4
То же	84.6	30.00	201.0	20.6	52.1
D. punctata Juz.	61.5	25.00	118.0	37.9	62.5
То же	142.0	46.30	375.0	35.0	54.2
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz.	224.0	38.80	126.0	45.8	50.0
Potentilla anadyrensis Juz.	247.0	301.00	200.0	152.0	37.5
Spiraea beauverdiana Schneid.	183.0	32.50	36.3	110.0	45.8
Empetraceae					
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	39.7	32.50	51.3	81.3	83.3
*То же	106.0	28.80	81.3	20.2	25.4
Ericaceae					
Andromeda polifolia L.	66.7	50.00	83.3	123.0	50.0
*То же	70.5	50.40	116.0	38.5	19.0
Arctous alpina (L.) Niedenzu	91.0	85.00	82.5	123.0	37.3
*То же	127.0	155.00	136.0	68.8	18.8
A. erythrocarpa Small.	104.0	81.30	70.0	204.0	62.5
Ledum decumbens (Ait) Lodd. ex Steud.	78.2	31.30	106.0	56.3	45.8
*То же	96.5	33.80	155.0	30.4	29.6
Cassiope tetragona (L.) D. Don	65.4	23.90	115.0	28.8	52.0
*То же	43.6	21.40	81.3	66.7	50.0
Rhododendron parvifolium Adams	114.0	67.50	119.0	102.0	45.8
*То же	84.6	62.50	85.0	194.0	66.7
Vaccinium uliginosum L.	79.5	118.00	52.5	117.0	20.0
*То же	121.0	149.00	51.3	62.5	9.58
Limoniaceae					
Armeria scabra Pall. ex Schult.	135.0	18.30	46.3	87.5	108.0
Boraginaceae					
Eritrichium aretioides (Cham.) DC.	182.0	8.25	266.0	43.8	371.0
E. tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	138.0	7.75	315.0	28.1	685.0
Asteraceae					
Artemisia borealis Pall.	442.0	231.00	134.0	733.0	66.7
То же	238.0	163.00	119.0	490.0	167.0
A. glomerata Ledeb.	417.0	256.00	190.0	152.0	81.3
То же	367.0	86.30	98.8	385.0	156.0
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	479.0	193.00	146.0	540.0	110.0
Senecio resedifolius Pall.	458.0	109.00	72.5	331.0	72.9

Примечание. «*» — виды растений, произрастающие на кислых горных породах.

Mg, в остальных — водорастворимого. Однако и в этом случае доля Mg в кислотной фракции у представителей сем. *Caryophyllaceae* была более высокой, чем у видов других семейств (табл. 1).

Виды сем. *Portulacaceae* также содержали очень незначительное количество Ca в водорастворимой форме (табл. 1). Уровень элемента в водной фракции был сравним

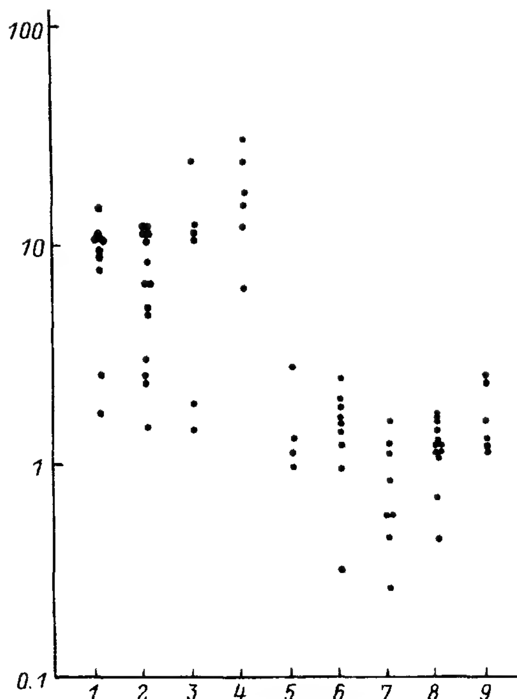


Рис. 1. Соотношение K/Caв у растений некоторых семейств.

По вертикальной оси — величина отношения K/Caв. По горизонтальной оси — семейства: *1* — *Poaceae*, *2* — *Cyperaceae*, *3* — *Polygonaceae*, *4* — *Caryophyllaceae*, *5* — *Brassicaceae*, *6* — *Saxifragaceae*, *7* — *Fabaceae*, *8* — *Ericaceae*, *9* — *Asteraceae*.

с таковым у представителей сем. *Caryophyllaceae*. По этому признаку изученные виды сем. *Portulacaceae* также можно отнести к растениям с оксалатным типом обмена. У обоих видов рода *Claytonia* значительная часть Mg экстрагировалась HCl. У *C. arctica* уровень содержания Mg в кислотной фракции был выше, чем в водной, и составлял 53 %. Интересно отметить, что оба семейства относятся к порядку *Caryohyllales*, так же как и сем. *Amaranthaceae*, которое, по литературным данным, включает в себя виды с оксалатным типом обмена (Kinzel, Lechner, 1992).

Только небольшое количество водорастворимого Ca содержалось в клеточном соке у видов сем. *Boraginaceae*. Это согласуется с характером распределения Ca у видов сем. *Boraginaceae* из других географических областей (Kinzel, 1969). Объяснение этого явления состоит в том, что студенистый, содержащий много пектина клеточный сок большинства представителей этого семейства более или менее сильно адсорбирует Ca. Возможно, этим свойством определяется и гораздо более низкая концентрация водорастворимого Mg по сравнению с кислоторастворимым у чукотских видов рода *Eritrichium* (табл. 1).

Известно, что виды сем. *Polygonaceae* наряду с высоким уровнем оксалата Ca содержат и свободную щавелевую кислоту. При этом усиленное поглощение Ca растениями с оксалатным типом обмена стимулирует образование ими дополнительных количеств щавелевой кислоты, что в свою очередь обеспечивает быстрое осаждение избытка Ca. Так, у *Oxyria digyna* — вида, накапливающего максимальное среди изученных представителей сем. *Polygonaceae* количество Ca, — уровень элемента в водной фракции был минимальным. Следует отметить также, что прочносвязанная часть Mg у *O. digyna* в 1.6 раза превосходила экстрагируемую водой.

Сопоставление данных анализа растений *Polygonum tripterocarpum*, различающихся по общему содержанию Ca, показало, что при увеличении концентрации элемента избыток его связывается в виде оксалата, а уровень в водной фракции остается постоянным. У *P. ellipticum* также происходит осаждение избытка Ca, однако наблюдается и некоторое возрастание его количества в водной фракции (табл. 1).

В отношении распределения Mg у видов рода *Polygonum* следует отметить, что увеличение общего содержания элемента в большей степени сопровождалось ростом его концентрации в водной фракции.

В отличие от растений с оксалатным типом обмена виды сем. *Fabaceae* содержали только небольшие количества Ca, экстрагируемого HCl (табл. 2). Бóльшая часть Ca находилась у этих растений в водорастворимой форме, а также в виде карбоната Ca, растворимого в уксусной кислоте. Следует отметить, что соединения Ca, легко

ТАБЛИЦА 2

Содержание водорастворимых (В) и кислоторастворимых ($К_{CH_3COOH}$, $К_{HCl}$) форм K, Ca и Mg в растениях

Вид	Элементы, мкмоль/г						
	K	Ca			Mg		
	В	В	$К_{CH_3COOH}$	$К_{HCl}$	В	$К_{CH_3COOH}$	$К_{HCl}$
Papaveraceae							
Papaver anadyrense Petrovsky	517.0	140.0	101.0	18.1	131.0	45.8	42.1
Brassicaceae							
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.	355.0	360.0	413.0	31.3	100.0	29.2	18.8
То же	358.0	186.0	380.0	51.3	154.0	70.8	12.5
» »	396.0	324.0	399.0	33.8	154.0	35.4	12.3
Cardamine victoris N. Busch	329.0	67.5	53.8	4.63	317.0	83.3	43.8
Saxifragaceae							
Saxifraga funstonii (Small) Fedde	181.0	338.0	251.0	15.8	70.8	20.8	48.3
S. hirculus L.	312.0	68.8	77.5	36.3	169.0	60.4	10.2
S. nelsoniana D. Don	368.0	145.0	90.0	28.8	425.0	100.0	<10.0
То же	501.0	209.0	120.0	43.8	221.0	47.9	<10.0
S. oppositifolia L.	47.4	23.5	101.0	35.0	62.5	121.0	34.4
То же	60.2	62.5	174.0	61.3	17.7	21.9	<10.0
» »	103.0	67.5	161.0	53.8	17.7	21.9	<10.0
S. setigera Pursh	135.0	43.8	61.3	36.3	115.0	58.3	23.1
S. serpyllifolia Pursh	127.0	36.3	43.8	5.75	66.7	38.5	56.3
Fabaceae							
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. subsp. *tschuktschorum* Jurtz.	89.7	100.0	27.5	27.5	629.0	62.5	<10.0
То же	79.5	168.0	50.0	40.0	196.0	45.8	<10.0
Oxytropis czukotica Jurtz.	185.0	239.0	129.0	10.0	210.0	29.2	<10.0
То же	179.0	65.0	50.0	9.13	365.0	70.8	12.5
O. leucantha (Pall.) Bunge subsp. *tschukotcensis* Jurtz.	168.0	219.0	65.0	8.13	554.0	50.0	<10.0
O. semiglobosa Jurtz.	104.0	65.0	62.5	5.38	288.0	95.8	24.6
То же	82.1	65.0	70.0	13.3	290.0	108.0	58.3

растворимые в слабых кислотах, могут принимать участие в физиологических процессах, в том числе в регуляции осмотического давления. Оксалат Ca, растворимый только в сильных кислотах, представляет собой непродуктивный балласт, который очень редко используется растениями, при этом для его расщепления необходимо участие ферментов.

У всех изученных нами видов растений проводилось определение форм содержания Ca и Mg в 2 кислотных фракциях. Мы обнаружили, что представители ряда семейств характеризуются высоким содержанием карбоната Ca (табл. 2).

Сопоставляя полученные данные по содержанию Ca в водной и 2 кислотных фракциях, можно отметить, что у видов рода *Oxytropis* практически весь Ca содержался в водорастворимой форме и в виде легкорастворимого карбоната Ca. По сравнению с этими видами у *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum* доля Ca, экстрагируемого HCl, была несколько выше. Все исследованные виды сем. *Fabaceae* относятся к растениям с кальциотрофным типом обмена, при котором содержание водорастворимого Ca в клетке, как правило, превышает уровень K и соотношение

K/Ca_B меньше 1 или близко к ней (рис. 1). Исключение составляет ацидофит *O. czukotica*, у которого $K/Ca_B = 2.75$, в то время как у кальцефита *O. semiglobosa*, произрастающего в том же экотопе, $K/Ca_B = 1.26$.

В отношении содержания Mg у исследованных видов сем. *Fabaceae* следует отметить, что бóльшая часть элемента находилась в водорастворимой форме, меньшая — в виде карбоната Mg, очень незначительная приходилась на долю оксалата Mg (табл. 2).

У растений сем. *Saxifragaceae*, как и в предыдущем семействе, доля растворимого Ca была выше, чем прочносвязанного. Однако уровень оксалата Ca в среднем для семейства был более высоким, чем у видов сем. *Fabaceae* (табл. 2). Среди всех изученных представителей сем. *Saxifragaceae* максимальным содержанием водорастворимого Ca выделялся вид *Saxifraga funstonii* ($K/Ca_B = 0.54$), что позволяет отнести его к растениям с ярко выраженным кальциотрофным типом минерального обмена. Интересно, что данный вид на Чукотке приурочен, как правило, к кислым субстратам и лишь изредка заходит на известьсодержащие породы. Наличие растений с кальциотрофным типом обмена среди видов, облигатно избегающих известковые почвы, отмечено в литературе (Kinzel, 1971) и связывается с отрицательным влиянием на их минеральный обмен щелочной реакции среды, присущей данному типу почв.

У *S. oppositifolia* содержание Ca в уксуснокислой фракции значительно превосходило его водорастворимое количество. Вероятно, это видоспецифическая особенность минерального обмена *S. oppositifolia*, поскольку бóльшая часть Mg у данного вида также находилась в виде карбоната Mg. При исследовании фракционного состава Mg у остальных представителей сем. *Saxifragaceae* оказалось, что бóльшая часть накопленного ими Mg содержалась в водорастворимой форме. Следует отметить, что большинство изученных видов сем. *Saxifragaceae* может быть отнесено к растениям с калиевым типом обмена (рис. 1). Хотя у некоторых из них, например у *S. nelsoniana*, накапливается довольно много Ca во всех фракциях, тем не менее содержание его в водной фракции в среднем в 2.5 раза ниже, чем K (табл. 2).

По литературным данным, большинство видов сем. *Brassicaceae*, произрастающих в различных условиях, по типу минерального обмена относится к кальциотрофам, наряду с этим среди них имеются и относящиеся к калиевому типу минерального обмена (Horak, Kinzel, 1971; Лархер, 1978). По уровню K/Ca_B исследованные нами виды этого семейства, встречающиеся на серпентинитах, могут быть отнесены: *Alyssum obovatum* — к кальциотрофному типу обмена, *Cardamine victoris* — к калиевому (табл. 2). Общим для обоих видов является то, что бóльшая часть Ca находится у них в водорастворимой форме и в виде карбоната Ca и лишь небольшое количество — в виде оксалата Ca (для *Alyssum obovatum* — 5.6 %, для *Cardamine victoris* — 3.7 %). Оба вида содержат значительную часть Mg в водорастворимой форме, меньшую — в виде карбоната и оксалата.

Поскольку *Alyssum obovatum* является гипераккумулятором Ni — элемента, токсичного для большинства растений, — представляло интерес определить форму нахождения элемента в клетке. Оказалось, что 80 % Ni находится в водной фракции, меньше экстрагировалось уксусной кислотой и совсем небольшое количество — HCl.

По нашим данным, виды семейств *Ericaceae* и *Empetraceae* характеризуются довольно низкими величинами K/Ca_B (рис. 1). У *Vaccinium uliginosum* $K/Ca_B < 1$, т. е. данный вид можно отнести к растениям с кальциотрофным типом обмена. Обращает на себя внимание тот факт, что и доля водорастворимого Mg у *V. uliginosum* была выше, чем у остальных эрикоидных кустарничков. Анализ фракционного состава Ca показал, что, хотя общее содержание Ca у *Ledum decumbens*, *Andromeda polifolia* и *Empetrum subholarcticum*, произрастающих на кислых древнеаллювиальных почвах Южной Чукотки, выше, чем на серпентинитах, количество его водорастворимых форм практически одинаково. При повышении общего количества Ca у *Rhododendron parvifolium* и *Cassiope tetragona* доля водорастворимого Ca также изменяется в гораздо меньшей степени, чем кислоторастворимого. У *Vaccinium uliginosum*, напро-

тив, при увеличении общего содержания Са в растениях, приуроченных к кислым почвам долины р. Анадырь, возрастала концентрация Са, экстрагируемого водой.

Как видно из приведенных данных, виды сем. *Rosaceae* можно отнести к растениям с калиевым типом обмена (рис. 1). Исключение составляет петрофильный вид *Potentilla anadyrensis* ($K/Ca_B = 0.82$). Обитающий на карбонатных и основных силикатных горных породах Восточной Чукотки вид *Potentilla biflora* также можно отнести к растениям с кальциотрофным типом обмена ($K/Ca_B = 0.68$ — Г. А. Тэмп, устное сообщение).

Отмечено, что виды рода *Dryas* характеризуются довольно постоянным соотношением K/Ca_B — 2.28—3.07. Повышение общего количества Са в листьях *D. incisa* и *D. punctata*, произрастающих на богатых Са тундровых степных почвах Утесиков, по сравнению с уровнем Са у растений на примитивно-скелетных серпентинитовых почвах горы Горбатой, сопровождается преимущественным накоплением его в кислотной фракции. Содержание Са в ней возросло — для *D. punctata*, например, в 3.2 раза против 1.8 раза в водной фракции. Таким образом, у обоих видов дриад в разных эдафических условиях количество водорастворимого Са изменяется гораздо меньше, чем его уровень в кислотной фракции.

Следует отметить, что у этих видов рода *Dryas* количество Mg, экстрагируемого HCl, превосходит его содержание в водной фракции.

Исследованные виды сем. *Asteraceae* относятся к растениям с калиевым типом обмена (рис. 1). При этом в среднем наиболее низкое соотношение K/Ca_B отмечено для кальцефильного экотипа *A. borealis*, а наиболее высокое — для амфитолерантного вида *Senecio resedifolius*. Следует отметить, что у изученных нами видов рода *Artemisia* при произрастании их в Утесиках на наиболее богатых Са серпентинитовых почвах содержание водорастворимого Са резко увеличивается и соотношение K/Ca_B снижается — у *A. glomerata*, например, от 4.25 до 1.63. Вероятно, такие виды могут существовать в широком диапазоне концентраций водорастворимого Са в клетке.

У *A. borealis* было также проведено определение содержания Ni в клетке. Установлено, что его концентрация в водной фракции в 2 раза больше, чем в кислотной. Учитывая высокое содержание у данного вида Са и Mg в водной фракции, можно отметить, что он обладает способностью накапливать в клеточном соке в водорастворимой форме значительное количество катионов.

По нашим данным, у представителей семейств *Papaveraceae* и *Ranunculaceae* — *Papaver anadyrense* и *Thalictrum alpinum* — отмечались близкие значения K/Ca_B — 3.69 и 3.87 соответственно. Следовательно, данные виды можно отнести к растениям с калиевым типом обмена. Однако распределение Са по фракциям у них было различным: у *Papaver anadyrense* водная фракция Са превосходила кислотную (табл. 2), у *Thalictrum alpinum* наблюдалось обратное соотношение (табл. 1). У последнего вида уровень содержания Mg, экстрагируемого HCl, также был несколько выше, чем в водной фракции.

Из приведенных данных видно, что виды семейств *Poaceae* и *Cyperaceae* можно отнести к растениям с калиевым типом обмена (рис. 1). Полученные результаты согласуются с данными о фракционном составе Са у тех же видов злаков, произрастающих на Восточной Чукотке (Г. А. Тэмп, устное сообщение). При этом на кислых породах у *Arctagrostis arundinacea* $K/Ca_B = 10.9$, у *Calamagrostis purpurea* $K/Ca_B = 10.7$, что близко к таковому у данных видов на ультраосновных породах. В то же время у облигатного ацидофита *Hierochloë alpina*, очень редко встречающегося на серпентинитах, отношение K/Ca_B в 2.6 раза меньше, чем у растений того же вида, произрастающих на кислых горных породах.

У большинства видов сем. *Cyperaceae* количество прочносвязанного Са превосходит, хотя и незначительно, уровень его содержания в водной фракции. У *Carex podocarpa*, *Kobresia sibirica* и *Eriophorum angustifolium* (приуроченного только к кислым древнеаллювиальным почвам долины р. Анадырь), напротив, несколько больше Са было обнаружено в водорастворимой форме.

Бóльшая часть поглощенного Mg содержится у представителей семейств *Poaceae* и *Cyperaceae* в водорастворимой форме. Исключение составляет вид *Carex glacialis*, у которого содержание Mg, экстрагируемого HCl, в 2 раза превосходит его уровень в водорастворимой форме. Следует отметить, что данный вид обитает в экстремальных условиях на серпентинитах — на сухих обнаженных субстратах.

Вся совокупность приведенных для отдельных видов данных позволяет сделать некоторые обобщения на более высоком таксономическом уровне (на уровне семейств). Растения семейств *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Portulacaceae*, *Boraginaceae* характеризуются высоким уровнем кислоторастворимого Ca, который достигает 98 % от общего содержания, что и определяет оксалатный тип обмена (рис. 2).

Другой тип обмена — кальциотрофный, при котором бóльшая часть Ca находится в водорастворимой форме и в виде легкорастворимого карбоната Ca, — отмечен у видов сем. *Fabaceae*, а также у некоторых представителей семейств *Rosaceae*, *Saxifragaceae*, *Ericaceae* и *Brassicaceae* (рис. 2).

Для изученных видов сем. *Asteraceae* и большинства видов сем. *Rosaceae* характерным является калиевый тип обмена. Наиболее ярко данный тип выражен у семейств *Poaceae* и *Cyperaceae*. При этом следует отметить, что низкие концентрации Ca в растениях 2 последних семейств связаны не столько с их способностью переводить значительную долю элемента в нерастворимую форму, сколько с наличием у этих видов малоэффективной системы поглощения Ca.

Таким образом, на конкретном аналитическом материале подтверждено представление о наличии определенного типа минерального обмена у растений различных таксономических групп.

Поскольку на ультраосновных породах одним из основных неблагоприятных факторов минерального питания является избыток Mg, представляло интерес выяснить, в каких формах он находится у растений разных таксономических групп. Полученные экспериментальные данные показывают, что основная часть Mg, содержащегося в листьях большинства видов растений, представлена его водорастворимой формой. В то же время растения, обитающие в экстремальных условиях на серпентинитах — на сухих и слабовлажных субстратах, — такие как *Carex glacialis*, *Dryas incisa*, *Armeria scabra*, а также значительная доля видов с оксалатным типом обмена содержат больше Mg в кислоторастворимой форме по сравнению с водорастворимой.

Наши исследования показали, что растения семейств *Caryophyllaceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae* характеризуются относительно однородным типом обмена. Однако в одном семействе могут находиться также и растения с разными типами минерального обмена. Причем характерные различия обнаруживаются даже между видами одного рода (рис. 3).

У растений с ярко выраженным типом обмена, каким, например, является кальциотрофный тип, его характер сохраняется в экологически и геохимически контрастных местообитаниях. Так, например, у *Vaccinium uliginosum* на кислых и серпентинитовых почвах $K/Ca_B < 1$ (рис. 4). В то же время на разных типах почв наблюдаются отчетливые модификации общего содержания элементов: на серпентинитах у *V. uliginosum* больше Mg и меньше Ca, чем на кислых почвах. Однако в обоих случаях данный вид относится к растениям с кальциотрофным типом обмена (всегда содержит больше растворимого Ca, чем K).

Некоторые авторы (Kinzel, 1969; Albert et al., 1980) высказали предположение о том, что видоспецифические (физиологические) особенности минерального обмена могут определять и экологическое поведение вида, в том числе и приуроченность к почвам определенного минерального состава. Многие представители сем. *Caryophyllaceae* встречаются на серпентинитах в разных географических районах и являются серпентинит-толерантными (Kinzel, 1969; Horak, Kinzel, 1971; Proctor, 1992). Показано, что накапливаемый ими в больших количествах оксалат Ca имеет растворимость порядка 10^{-7} моль. Растворимость оксалата Mg составляет 10^{-3} моль, т. е. при произрастании в разных почвенно-геохимических условиях растения сем. *Caryophyllaceae* содержат во внутренней среде больше растворенного Mg, чем Ca. Следова-

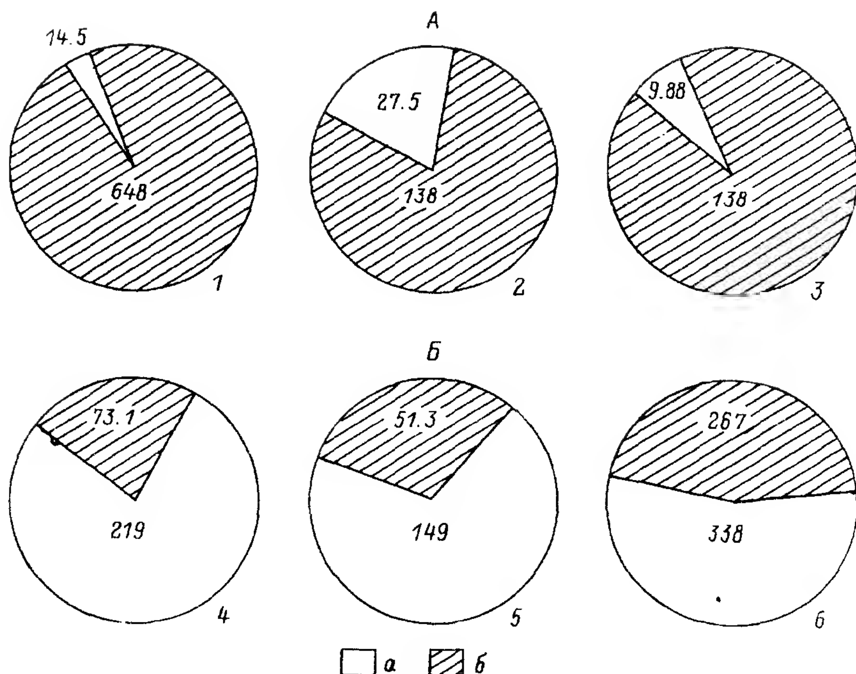


Рис. 2. Соотношение форм Са у растений с разным типом минерального обмена.

Тип минерального обмена: *А* — оксалатный, *Б* — кальциотрофный. Виды: *1* — *Silene acaulis*, *2* — *Polygonum ellipticum*, *3* — *Claytonia arctica*, *4* — *Oxytropis leucantha* subsp. *tschukotcensis*, *5* — *Vaccinium uliginosum*, *6* — *Saxifraga funstonii*. Формы содержания Са: *а* — водорастворимая, *б* — кислоторастворимая. Цифрами обозначено содержание Са, мкмоль/г.

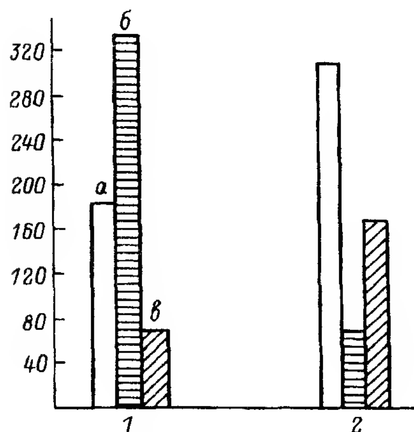


Рис. 3. Содержание К (*а*), Са (*б*), Mg (*в*) в водной фракции у видов рода *Saxifraga*.

По вертикальной оси — содержание элемента, мкмоль/г; по горизонтальной оси — виды: *1* — *S. funstonii*, *2* — *S. hirculus*.

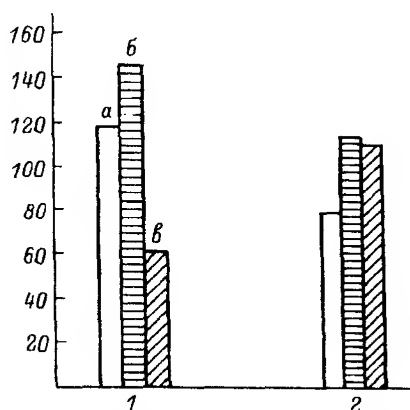


Рис. 4. Содержание К (*а*), Са (*б*), Mg (*в*) в водной фракции у *Vaccinium uliginosum* на разных типах горных пород.

Горные породы: *1* — кислые, *2* — серпентиниты. По вертикальной оси — содержание элемента, мкмоль/г; по горизонтальной оси — породы.

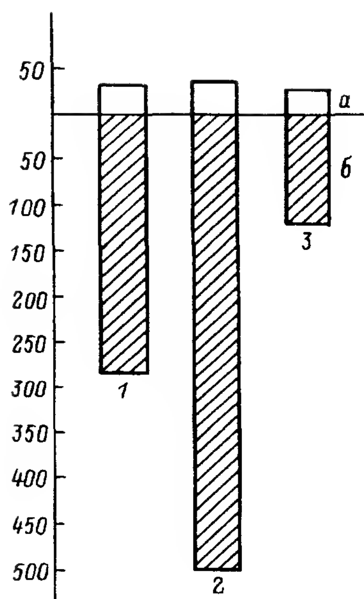


Рис. 5. Соотношение форм Са у *Dryas incisa* на разных типах горных пород.

Формы: *а* — водорастворимая, *б* — кислоторастворимая. Горные породы: *1* — кислые, *2* — известняки, *3* — серпентиниты. По вертикальной оси — содержание Са, мкмоль/г; по горизонтальной оси — породы.

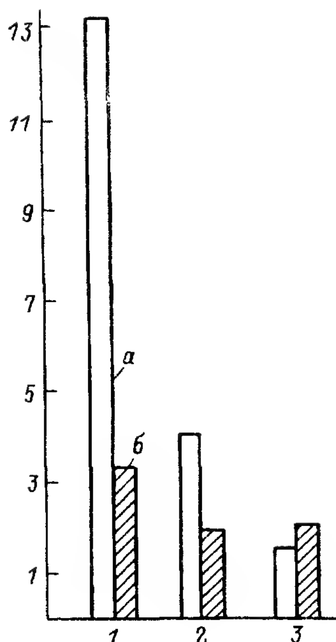


Рис. 6. Содержание разных форм Ni в растениях некоторых видов.

Формы: *а* — водорастворимая, *б* — кислоторастворимая. Виды: *1* — *Alyssum obovatum*, *2* — *Artemisia borealis*, *3* — *Minuartia obtusiloba*. По вертикальной оси — содержание Ni, мкмоль/г; по горизонтальной оси — виды.

тельно, характерные особенности минерального обмена растений сем. *Caryophyllaceae* позволяют им адаптироваться к неблагоприятным почвенным условиям на серпентинитах: в первую очередь превалированию Mg над Са в почвенно-поглощающем комплексе.

Способность растений сем. *Caryophyllaceae*, обитающих на серпентинитовых почвах, связывать Mg в нерастворимый оксалат отмечается и другими авторами, например J. Proctor, L. Nagy (1992) для *Tunica saxifraga* (L.) Scop. Эти же авторы предлагают ввести понятия видов-магниефобов и магниефилов по аналогии с терминами, используемыми для Са.

По нашим данным, *Dryas incisa* (широко распространенный на серпентинитах Усть-Бельского массива представитель другого семейства — *Rosaceae*) также содержал основную часть Mg в кислоторастворимой форме. Обращает на себя внимание способность данного вида к регуляции уровня водорастворимого Са независимо от содержания Са в почве (рис. 5). Способность *D. incisa* существовать при низких внутренних концентрациях растворимого Са обусловливает возможность поселения его в различных экотопах на серпентинитах.

В то же время необходимо отметить, что такой путь адаптации не единственный: в тех же экотопах на серпентинитах встречаются и растения с кальциотрофным типом обмена (*Oxytropis leucantha* subsp. *tschucotcensis*, *Alyssum obovatum*). Очевидно, что особенности поглотительной системы корней обеспечивают этим видам возможность накопления значительных количеств Са на бедных элементом серпентинитовых почвах. Причем Са содержится преимущественно в растворимой форме.

Установлено, что на обогащенных тяжелыми металлами почвах многочисленны виды с оксалатным типом обмена, в частности представители сем. *Caryophyllaceae*. Известно, что оксалат образует очень стабильный комплекс, например, с Fe (Kinzel,

1982), хотя сходным образом ведут себя и анионы некоторых других органических кислот. По нашим данным, бóльшая часть Ni у *Minuartia obtusiloba* находилась в кислоторастворимой форме (рис. 6). Инактивация поглощенных растениями металлов путем образования органических комплексов описана в литературе (Устойчивость..., 1991). Механизм инактивации может быть двояким — это внутриклеточное связывание металла с органическими веществами в виде: 1) прочных нерастворимых комплексов, например образование оксалата у исследованного нами чукотского вида *M. obtusiloba*; 2) растворимых слабодиссоциирующих комплексов, например комплексирование избытка Ni с яблочной, малоновой или лимонной кислотой у видов рода *Alyssum* (Lee et al., 1978; Pancaro et al., 1978; Brooks et al., 1981).

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что количественное соотношение водо- и кислоторастворимых форм Ca, а также Mg может быть очень характерным для отдельных видов и семейств растений. При этом у подавляющего большинства исследованных видов свойственный им тип минерального обмена сохраняется независимо от того, обитают ли они на кислых или серпентинитовых почвах.

Следует отметить, что в пионерных сообществах на серпентинитах преимущество получают растения с оксалатным типом обмена (прежде всего представители сем. *Caryophyllaceae*), приспособленные к очень низкому уровню Ca в водной фракции, а также некоторые виды с калиевым типом обмена, способные сохранять постоянную концентрацию водорастворимого Ca в клетке (например, виды рода *Dryas*). У этих видов происходит осаждение значительной части Mg в виде оксалата. Присущие этим растениям особенности обмена Ca, а также Mg дают им преимущество при поселении в экстремальных условиях минерального питания на серпентинитах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Н. В. Алексеева-Попова, И. В. Дроздова Особенности минерального состава растений и почв на ультраосновных горных породах Усть-Бельского горного массива (среднее течение реки Анадырь). II. Растения // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 70—78.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 382 с.

Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов / Под ред. Н. В. Алексеевой-Поповой. Л., 1991. 214 с.

Albert R., Königshofer U., Kinzel H. Zur Osmoregulation einer physiologisch calciphoben und ökologisch calcicolen Pflanzen (*Dianthus lumnitzeri* Wiesb.) // Flora. 1980. Bd 169. H. 1. S. 9—14.

Bradfield E. G. Extraction of calcium fractions from plant material // Comm. Soil. Sci. Plant Anal. 1977. Vol. 8 (7). P. 563—572.

Brooks R. R., Shaw S., Marfil A. The chemical form and physiological function of nickel in some Iberian *Alyssum* species // Physiol. Plantar. 1981. Vol. 51. N 2. P. 167—170.

Calcium in plant growth and development // The Amer. Soc. Plant Physiologists Symp. / Ed. by R. T. Leonard, P. K. Hepler. California, 1990. Vol. 4. 205 p.

Horak O., Kinzel H. Typen des Mineralstoffwechsel bei den höheren Pflanzen // Österr. Bot. Z. 1971. Bd 119. N 4-5. S. 475—495.

Iljin W. S. Salze und organische Säuren bei Kalkpflanzen // Flora. 1944. Bd 37. H. 4. S. 265—299.

Kinzel H. Ansatze zu einer vergleichenden Physiologie Mineralstoffwechsel und ihre ökologischen Konsequenzen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1969. Bd 82. H. 1-2. S. 143—158.

Kinzel H. Biochemische Ökologie-Ergebnisse und Aufgaben // Ber. Deutsch. Bot. Gcs. 1971 (1972). Bd 84. N 7-8. S. 381—403.

Kinzel H. Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Stuttgart, 1982. 534 S.

Kinzel H. Beitrag zur Charakterisierung und Veranschaulichung eines taxonspecifischen (physiotypischen) Mineralstoffwechsel // Flora. 1985. Bd 176. H. 1/2. S. 5—36.

Kinzel H. Calcium in the vacuoles and cell walls of plant tissue: Forms of deposition and their physiological significance // Flora. 1989. Bd 182. N 1-2. S. 99—128.

Kinzel H., Lechner I. The specific mineral metabolism of selected plant species and its ecological implications // Bot. Acta. 1992. Vol. 105. N 5. P. 355—361.

Lee J., Reeves R. D., Brooks R. R., Jaffré T. The relation between nickel and citric acid in some nickel-accumulating plants // Phytochemistry. 1978. Vol. 17. N 6. P. 1033—1035.

Pancaro L., Pelosi P., Vergnano G. O., Galoppini C. Ulteriori indagini sul rapporto tra nickel e acidi malico e malonico in *Alyssum* // G. Bot. Ital. 1978. Vol. 112. N 3. P. 141—146.

Proctor J. Chemical and ecological studies on the vegetation of ultramafic sites in Britain // The ecology of areas with serpentinized rocks. 1992. P. 135—167.

Proctor J., Nagy L. Ultramafic rocks and their vegetation: an overview // The vegetation of ultramafic (serpentine) soils // 1992. P. 469—494.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 XII 1996

SUMMARY

The forms of K, Ca, Mg in the plants growing on the ultrabasic and acid rocks of the South Chukotka were investigated. The types of the mineral exchange (oxalate, calciotrophic, potassium) were determined for more than 60 species from 16 families on the base of the K/Ca ratio in the water fraction. On the base of the new analytical materials we suggested the idea of distinct mineral exchange types in the plants of various taxonomic groups. It was shown that the most species conserved their mineral exchange type in the habitats contrasting in geochemical and ecological respects. We established that the species with oxalate exchange type have the preference in the colonization of serpentine soils. They are adapted to the very low cell level of soluble Ca in their inner medium (oxalate type) and are able to bind the excess of Mg in oxalate form.

УДК 581.553

© С. С. Холод

ЦЕНОТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ. 3. ЭВОЛЮЦИОННЫЙ АСПЕКТ

S. S. KHOLOD. COENOTIC APPROACH TO THE STUDY OF THE SPATIAL HETEROGENEITY OF VEGETATIONAL COVER IN TUNDRA ZONE. 3. EVOLUTIONARY ASPECT

Предложен эволюционный подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. На основе 3 конкретных примеров структуры растительного покрова арктического склона Чукотского нагорья рассмотрен возможный процесс эволюции синузиальной структуры различных типов тундр, происходивший на фоне колебаний климата голоценового времени. Изменения общей увлажненности и характера заснеженности территории начиная со среднеголоценового времени приводили к распаду сложных образований растительного покрова (конгрегаций), механизмом которого являлась эгрессия (расхождение в пространстве) синузий. В ряде случаев эволюция пространственной неоднородности покрова корректировалась процессом ингрессии (наложения) синузий. Процесс исторического изменения, в частности уменьшения силы эдификаторной синузии, определял интенсивность и характер горизонтального перемещения синузий и нашел свое отражение в характере морфологического строения неоднородного растительного покрова арктических тундр Чукотки.

В предыдущих статьях (Холод, 1997, 1998) нами рассмотрено, каким образом свойства эдификаторной синузии (в частности, ее относительно высокая ценозообразующая роль, с одной стороны, и ослабление этой роли в определенных позициях ландшафта — с другой) способствуют формированию неоднородного растительного покрова тундровой зоны. Существенное значение в нашем анализе приобретают явление самостоятельности синузий и, как внешнее выражение этого явления, перемещение синузии в пределах различных вариантов одного типа тундр, а также из одного типа тундр в другой. Нами описано несколько территориальных образований растительного покрова — территориальных единиц, которые рассмотрены под углом зрения синузиальной структуры тундровых сообществ и, в частности, взаимоотношений эдификаторной и подчиненной синузий.

Эти территориальные единицы можно рассматривать и с точки зрения эволюции синузиальной структуры. Такой подход предложен Н. А. Миняевым (1963) и связан с выявлением ингрессионно-эгрессионных рядов и установлением сочетаний синузий — конгрегаций, характеризующихся исторической общностью происхождения.

Цель настоящей статьи — анализ исторически сопряженного хода становления ряда синузий, выявление возможного направления распада первоначально сложных конгрегаций и формирования неоднородного растительного покрова тундры, наблюдаемого в настоящее время в исследованном районе. Такой анализ проводится на основе рассмотренных в предыдущих двух статьях (Холод, 1997, 1998) конкретных примеров пространственно неоднородных единиц растительного покрова тундр арктического склона Чукотского нагорья.

Мы полагаем, что становление подобных территориальных единиц растительного покрова происходило на протяжении голоцена, особенно в его второй половине. В настоящей работе нет возможности проследить все изменения в структурах растительного покрова, вызванные малейшими изменениями климата голоцена. Эту задачу, по-видимому, можно решить, только опираясь на материал датировок, сделанных

непосредственно в районе исследования. Не имея такого материала, мы предлагаем возможный путь анализа становления структур растительного покрова, опираясь на имеющиеся представления о голоценовой истории растительности крайнего Северо-Востока Азии (западной Чукотки, северо-восточной Якутии), а также на ряд климатических моделей голоцена, выполненных для всей территории Северной Евразии (см. ниже). В геоботанической литературе имеется опыт конструирования временных срезов структуры растительного покрова голоцена на примере растительности болот таежной зоны (Юрковская, Елина, 1992). Эту работу в дальнейшем мы используем как одну из теоретико-методических основ нашего анализа.

Прежде чем предложить свою гипотезу исторического становления структур растительного покрова, мы должны сделать существенное пояснение относительно ранга рассматриваемых единиц. Согласно нашему подходу (Холод, 1997), формирование территориальных единиц растительного покрова как внутриценотической, так и надценотической неоднородности можно объяснить с единых позиций, а именно с позиций ценотического подхода, в частности роли эдификаторной синузии и ее взаимоотношений с подчиненными синузиями. Такой же единый подход предлагал и Н. А. Миняев (1963), разграничивая комплексные ассоциации и комплексы ассоциаций (не придавая, однако, этим категориям строго рангового и соподчиненного характера). Многие территориальные единицы растительного покрова, которые в современной геоботанике рассматриваются как единицы надценотической неоднородности, в рамках подхода Миняева представляют собой одну комплексную ассоциацию. Здесь многое зависит от объема основной единицы классификации растительности — ассоциации: небольшой объем ассоциаций, выделяемых по принципу доминирования видов в разных ярусах, ведет в конечном счете к выявлению большого количества различных типов территориальных единиц; и наоборот, большой объем ассоциаций, выделяемых на основе флористического подхода, может резко сузить количество таких типов, а в ряде случаев (например, на плакорных позициях) может привести к упразднению территориальных единиц надценотической неоднородности. Ранее (Холод, 1986, 1989) образования, подобные выделенным в настоящей работе, описывались нами как надценотические территориальные единицы растительного покрова: комплексы (полосчатые типы структур с дифференциацией кочкообразующих трав по разным типам полос), неупорядоченные структуры (участки с чередованием травянистой растительности с гипновыми мхами и фрагментов сфагновых сообществ), экологические микропоясные ряды со звеньями, эдификаторами которых являются различные виды и которые в свою очередь являются доминантами сообществ, относимых к разным классам ассоциаций (Александрова, 1979) или даже формациям, например Carex lugens – Cassiope tetragona. В ходе дальнейшего анализа мы не будем останавливаться на проблеме ранга рассматриваемых образований, условно приняв, что все они соответствуют категориям так называемого надценотического уровня неоднородности.

В верхней части подгорного шлейфа, на транзитных позициях рельефа, формируется полосчатый тип неоднородного растительного покрова. На этих полосах происходит дифференциация популяций трав-кочкообразователей *Carex lugens*[1] и *Eriophorum vaginatum*: на одном типе полос явное доминирование принадлежит осоке, на другом — пушице (часто при отсутствии второго вида-элемента синузии) (Холод, 1997). Синузия сфагновых мхов, в обоих типах полос продолжающих сохранять сильные позиции, дифференцирована (Холод, 1997 : 53, оп. 5 и 6): на обоих типах полос доминируют *Sphagnum squarrosum*, *S. warnstorfii* и *S. rubellum*, но на полосах с доминированием *Carex lugens* значительную роль в сфагновой синузии играют *Sphagnum balticum* и *S. fimbriatum*, а на полосах с *Eriophorum vaginatum* — *Sphagnum russowii*. В гипсометрически ниже (по подгорному шлейфу) расположенных частях этой территориальной единицы, где уже пропадают отчетливые границы между

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по работе Б. А. Юрцева с соавт. (1979), мхов — по сводке А. Л. Абрамовой с соавт. (1961).

полосами, роль сфагновых мхов в покрове уменьшается до 15 %. Существенной особенностью каждого из рассмотренных элементов этой структуры являются отсутствие флористической устойчивости и постоянно наблюдаемое в пределах одного типа полос варьирование обилия доминантных видов.

Подобные наблюдения позволяют предположить, что растительный покров каждого из элементов рассматриваемой территориальной единицы неоднородного растительного покрова не представляет собой сообщество с выработавшейся устойчивой структурой ценоэлементов, поскольку основные синузии этого территориального образования — синузия сфагновых мхов и синузия трав-кочкообразователей — не являются абсолютно приспособленными друг к другу. В данном районе чукотской тундры часто наблюдаются случаи самостоятельного существования как синузии трав-кочкообразователей, так и синузии сфагновых мхов. Особенно это характерно для синузии трав-кочкообразователей и ее элементов: *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum*. Нами (Холод, 1998) приведено несколько описаний кочкарноосоковых и кочкарнопушицевых тундр, в которых полностью отсутствуют сфагновые мхи. Такие типы тундр занимают на протяженных и относительно дренированных шлейфах арктического склона Чукотского нагорья от 40 до 70 % площади. Участки «чистых» сфагновых покровов (без примеси трав и кустарничков), хотя и занимающие гораздо меньшие площади, достаточно постоянно встречаются в верхних частях подгорных шлейфов, ниже снежников, где их существование обусловлено постоянным (в течение всего лета) подтоком холодных талых вод. Все же гораздо чаще, чем «чистые» сфагновые тундры, в исследованном районе встречаются их различные переходные варианты, где в состав сфагновых тундр входят те или иные травы, кустарники, кустарнички, а также зеленые мхи. В таких смешанных по составу типах тундр достаточно трудно установить какие-либо постоянные соотношения покрытий видов. Это частично можно видеть и по всему блоку приведенных описаний (Холод, 1997: табл. 1 и 2). Такая же ситуация характерна и для растительного покрова полос, в частности при сравнении состава и покрытия видов однотипных полос, а также при сопоставлении растительности в зонах разреживания сфагнового ковра.

Приведенные описания «смешанных» по составу типов тундр позволяют предположить, что эти последние представляют собой разные стадии взаимного внедрения различных синузий в ареал друг друга. По всей видимости, исходным для всех таких вариантов типов тундр (стадий) нужно считать сочетание синузий — конгрегацию, в которой должны быть представлены одновременно все или хотя бы бóльшая часть тех синузий, которые формируются как внутри самой области распространения цельнопокровных сфагновых тундр, так и по ее периферии. Именно на периферии этой области получают возможность обособления и оформления в современном растительном покрове те синузии, которые внутри нее не имеют устойчивого состава и соотношения видов. Типичным примером такой конгрегации можно считать сфагновые тундры с участием в их составе трав (в том числе кочкообразующих), кустарников, кустарничков и зеленых мхов (*Carex lugens*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *Hierochloë pauciflora*, *Carex concolor*, *Salix fuscescens*, *S. polaris*, *S. pulchra*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Ptilidium ciliare*). Существенной особенностью такой исходной конгрегации является отсутствие каких-либо элементов пространственной структуры и соответственно проявлений упорядоченности в расположении ценотических элементов.

Формирование такого типа конгрегаций, без всякого сомнения, происходило в условиях исключительно сильного эдификаторного воздействия одной (в данном случае — сфагновой) синузии. Именно сильный эдификаторный эффект этой синузии способствует нивелированию структурных особенностей ценоэлементов внутри сфагнового ковра (Холод, 1997).

Конгрегация синузий, подобная вышеописанной, по-видимому, сформировалась в эпоху, благоприятную для образования сфагновых тундр цельнопокровного типа. Таким временем была эпоха климатического оптимума голоцена — вторая половина атлантического периода, датируемая временем 5000—6000 лет назад (л. н.). (Палео-

география..., 1978). Необходимо отметить, что это предположение несколько расходится с представлениями ряда авторов о времени термического максимума для крайнего Северо-Востока Азии. Так, в ряде работ (Вейнбергс и др., 1976; Хотинский, 1977; Хотинский, Савина, 1985; Боярская и др., 1989; Томская, 1989) показано, что такой максимум приходился на бореальное время или даже на рубеж пребореал—бореал (9100—8900 л. н.). К этому времени относятся находки древовидной березы на территории арктических низменностей Сибири. На территориях шельфовых низменностей, примыкающих к Чаунской губе (наиболее близкие к району нашего исследования пункты, по которым имеются палинологические разрезы), в это время преобладали кустарниковые (в первую очередь ольховниковые) тундры (Каплина, Ложкин, 1982). При этом предполагается, что в бореальное время июльские температуры воздуха на северной Чукотке достигали таких же величин, как и в атлантическое время (8 °C) (Палеогеография..., 1978; Савина, Хотинский, 1982), или были еще выше и составляли 12—13 °C (Боярская и др., 1989) (для сравнения отметим, что современная средняя июльская температура воздуха района исследований, по данным метеостанции Валькаркай, составляет 3.2 °C). Однако эти же авторы указывают на относительно низкую влажность воздуха в бореальное время. И. Г. Авенариус и М. В. Муратова (Палеогеография..., 1978) полагают, что для приморских низменностей севера Сибири была характерна бóльшая, чем сейчас, континентальность климата как следствие большей ширины шельфа (результат регрессии моря). Н. А. Хотинский (1977) полагает, что, несмотря на термический максимум, в развитии природных условий в бореале проявился консерватизм, что выразилось в сохранении травянистых группировок, унаследованных от позднеледниковья. Нам представляется, что в эту эпоху на северном, арктическом, склоне Чукотки при господстве кустарниковых (ольховниковых) тундр не могло идти интенсивное формирование сфагновых тундр. Образование последних необходимо отнести ко времени среднего голоцена, в частности ко второй половине атлантического периода, когда повышение летних температур до 8 °C (Палеогеография..., 1978; Бурашникова и др., 1982; Борзенкова, 1986) сопровождалось и увеличением увлажненности до 70 % (Боярская и др., 1989). Именно тогда, по мнению В. А. Зубакова (1986), наблюдался «океанологический» оптимум, когда в результате таяния льдов Лаврентийского щита уровень воды в океане поднялся на несколько метров. Если следовать гипотезе безледного Полярного бассейна в эпоху климатического оптимума голоцена 5000—6000 л. н. (Борисов, 1970), то такая ситуация должна была способствовать возникновению частых морских туманов. Орографические особенности района (наличие достаточно высокой горной гряды Чукотского нагорья, осевая часть которой в данном районе проходит параллельно берегу моря) должны были способствовать концентрации этих туманов в береговой полосе. Постоянные туманы способствовали переувлажнению поверхностных горизонтов грунтов и созданию зон застойного увлажнения на большей части плакорных и субплакорных позиций (протяженные подгорные шлейфы). Кроме того, повышение количества осадков в среднем голоцене должно было привести к усилению зимней заснеженности, которая некоторыми авторами констатируется по факту обилия пыльцы стланика *Pinus pumila* для горных районов Северо-Востока эпохи среднего голоцена (Гитерман и др., 1968; Вейнбергс и др., 1976). Талые воды снежников способствовали летнему переувлажнению шлейфов, интенсивность которого, по-видимому, была больше, чем в настоящее время. В этих условиях — при достаточно высокой влажности воздуха и мощном снежном покрове — и формировалась на больших площадях конгрегация синузий, в основе которой лежат сфагновые мхи.

Высокая эдификаторная роль сфагновых мхов в эпоху климатического оптимума способствовала тому, что на обширных пространствах пологих подгорных шлейфов отсутствовали отчетливо выраженная пространственная дифференциация растительного покрова и соответственно четкие границы между ареалами цельнопокровных сфагновых и кочкарно-травяных тундр, сфагновых и кустарничково-зеленомошных тундр. В эпохи после климатического оптимума такая ситуация должна была

измениться в сторону усиления структурированности растительного покрова. Климатической предпосылкой этого явилось похолодание, отмечаемое рядом исследователей для рубежа атлантического и суббореального времени, а также для второй половины суббореального времени (Новейшие..., 1980; Томская, 1989). В этот период повышается ледовитость Полярного бассейна (4—6 баллов; по: Борисов, 1970), уменьшается площадь открытой воды и вследствие этого уменьшаются частота и интенсивность морских туманов. Уменьшение площади акватории океана с открытой водой вело к уменьшению количества осадков (что должно было отразиться на изменении характера зимней заснеженности территории), следовательно, к уменьшению площадей, занимаемых снежниками. Все эти факторы в конечном счете способствовали некоторому иссушению шлейфов, а значит, и ослаблению эдификаторной роли сфагновых мхов. Можно предположить, что в эпохи похолодания и одновременного уменьшения влажности намечалась тенденция структуризации растительного покрова, проявлявшаяся в образовании относительно четких границ между разностями покрова. При этом должны были происходить распад вышеописанной сложной конгрегации синузий и территориальное обособление отдельных синузий — составных частей этой конгрегации. Этот процесс получил название эгрессии синузий (Миняев, 1963). Распад исходной конгрегации и формирование структурной определенности в растительном покрове во многом корректировались литолого-геоморфологической обстановкой района. В условиях тундровой зоны с ярко выраженным микро- и нанорельефом происходило пространственное обособление синузий на тех или иных элементах рельефа. Однако резкость границ и в целом выраженность в ландшафте территориальных единиц растительного покрова (структур) зависели более от степени ослабления силы эдификаторной синузии в исходной конгрегации. Непосредственным следствием климатических изменений голоцена явилось ослабление эдификаторной силы синузии сфагновых мхов на фоне резкого уменьшения площадей, занятых цельнопокровными сфагновыми тундрами. Область распространения последних в конце голоценового времени сократилась до участков в верхней части шлейфов, находящихся в зоне непосредственного действия талых вод вышележащих снежников. (Средняя ширина этой зоны в современном растительном покрове исследованного района составляет 100—150 м.) В остальной же части ранее существовавшей области распространения цельнопокровных сфагновых тундр синузия сфагновых мхов значительно ослабила свою эдификаторную силу. Это особенно характерно для средней части шлейфа — зоны, где происходит рассеивание стока. Здесь ослабление эдификаторной силы синузии сфагновых мхов достигло такой степени, что позволило отдельным элементам растительного покрова использовать элементы микро- и нанорельефа дифференцированно.

Эти закономерности дифференциации растительного покрова можно отчетливо проследить и в современном покрове шлейфов. Когда поверхность шлейфа разделена на щебнистые и щебнисто-суглинистые полосы, эдификаторной силы сфагновой синузии недостаточно, для того чтобы «противостоять» такой дифференциации среды (на участках цельнопокровных сфагновых тундр какая-либо структурная дифференциация субстрата по почвенно-литологическому принципу отсутствует). Это обстоятельство используется синузией трав-кочкообразователей, элементы которой получают возможность существовать дифференцированно на разных типах полос. Так, популяция *Carex lugens* с видами рода *Sphagnum* обособляется на одном типе полос (щебнистых), а популяция *Eriophorum vaginatum* с видами *Sphagnum* — на другом (щебнисто-суглинистых). В данном случае проявляется эффект распада синузии трав-кочкообразователей на составные элементы с дальнейшим пространственным обособлением этих элементов. Вместе с тем на обоих типах полос сохраняются с довольно высоким покрытием *Sphagnum squarrosum* и, кроме того, ряд общих видов цветковых. Все это позволяет предположить, что здесь процесс эгрессии синузий находится на одной из начальных стадий. Характерной особенностью этой стадии можно считать сохранение во всех элементах структуры одного-двух видов господ-

ствующей синузии и в то же время усиление на этом фоне роли других синузий, дифференцированно использующих элементы неоднородной абиотической среды.

Исходная конгрегация синузий характеризовалась довольно большим набором флористических элементов при неустойчивости флористического состава на небольших площадях. При распаде этой конгрегации из всего многообразия элементов вычленилось несколько конкретных вариантов растительного покрова, каждый из которых был представлен 2—3 синузиями. Для каждого из вариантов можно предположить свою временну́ю последовательность пространственных структур — эволюционный ряд и соответственно различную степень выраженности в пространстве взаимоотношений между синузиями. Та или иная стадия или степень эволюционной продвинутости такого ряда будет определяться степенью ослабления силы эдификаторной синузии и находить морфологическое отражение в определенной степени пространственного обособления синузий. На одном полюсе ряда будут находиться образования растительного покрова, характеризующиеся взаимным проникновением синузий (т. е. подобные вышеописанной конгрегации), на другом — образования с территориально обособленными синузиями, в которых одна синузия не влияет на состав и обилие элементов другой. Наиболее продвинутым в эволюционном ряду можно считать территориальное образование растительного покрова, которое Миняев (1963) рассматривал как комплекс ассоциаций. Элементы такого комплекса не являются генетически едиными и сформировались в условиях, когда эдификаторная синузия одного элемента комплекса не определяет строение (в том числе синузиальное) соседнего элемента. Кроме того, в таких комплексах отсутствуют общие не только эдификаторные, но и подчиненные синузии. Влияние эдификаторов здесь убывает настолько, что решающим фактором становления структур становится среда. Это проявляется в том, что большинство элементов растительного покрова комплексов в своих границах совпадает с элементами рельефа, в то время как в менее продвинутых в эволюционном отношении структурах влияние эдификатора настолько сильно, что многие из элементов этих структур не совпадают в своих границах с элементами рельефа.

Вышеописанная конгрегация синузий явилась основой для другого эволюционного ряда, рассмотренная стадия которого сопоставлена нами (Холод, 1997) с неупорядоченными структурами. Истончение сфагновой дерновины (представленной не *Sphagnum lenense*, а уже другими видами) приводит к разрывам в сфагновом ковре, протайке мерзлоты на этих участках и образованию здесь западин с водой, в которых формируется характерный флористический комплекс — преимущественно однодольные гигрофиты. Обводненные участки характеризуются полным отсутствием сфагновых мхов; в то же время на участках с развитием сфагновой дерновины весьма обычны (хотя и с колеблющимся проективным покрытием) и вышеупомянутые виды однодольных цветковых. Такая ситуация в растительном покрове позволяет сделать вывод о том, что подобная структура является в своем эволюционном ряду более продвинутой, чем рассмотренная выше территориальная единица растительного покрова. Характерные ее признаки — бо́льшая, чем в первом случае, степень ослабления силы эдификаторной синузии сфагновых мхов и полное отсутствие ее фрагментов в одном из элементов этого типа структур растительного покрова (т. е. отсутствие сфагновых мхов на участках переобводненных западин).

В первом случае (комплексы полосчатого типа) элементы структуры характеризуются наличием общей эдификаторной синузии, во втором (неупорядоченные структуры) — наличием общей подчиненной синузии. На переобводненных участках последняя (однодольные гигрофиты) выходит из зоны эдификаторного влияния сфагновых мхов и существует самостоятельно. Такой процесс эгрессии, по всей видимости, обозначился в начале позднего голоцена и впоследствии только несколько корректировался. Колебания климата в последующие эпохи голоцена отразились в непостоянстве флористического состава растительности обводненных западин. Это могло быть вызвано периодическим «наступанием» синузии сфагновых мхов на обводненные участки (т. е. процессом ингрессии) и «перенесением» на эти участки

фрагментов синузии однодольных цветковых растений с их особенностью, присущей и цельнопокровным сфагновым тундрам, — флористической неустойчивостью.

Описанная нами структура растительного покрова соответствует по своему объему и механизмам формирования комплексным ассоциациям Миняева (1963) и И. Д. Богдановской-Гиенэф (1928). Ее связующим элементом является подчиненная синузия однодольных травянистых гигрофитов, которая присутствует во всех звеньях территориальной единицы на фоне исторического процесса отступания—наступания синузии сфагновых мхов.

В качестве такой же комплексной ассоциации можно рассматривать и фитоценотический ряд, в котором подчиненной синузией, испытывающей перемещения, является синузия зеленых рыхлоковровых мхов Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum (Холод, 1998). В отличие от синузии однодольных цветковых растений, испытывающей перемещения в зоне влияния одной эдификаторной синузии (сфагновых мхов), синузия Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum испытывает перемещения в пределах нескольких эдификаторных синузий, генетически мало связанных друг с другом, — это синузии трав-кочкообразователей Carex lugens + Eriophorum vaginatum, кустарников Salix fuscescens + S. pulchra, кустарничков Salix tschuktschorum + Cassiope tetragona. Эти синузии являются флорогенетически неоднородными (Сочава, 1944; Толмачев, Юрцев, 1970) и экологически разнокачественными. Так, синузия кустарничков Salix tschuktschorum + Cassiope tetragona по своей экологии резко отличается от двух других, поскольку формируется на участках с высоким снежным покровом, но с различной продолжительностью залегания снега. Синузия трав-кочкообразователей Carex lugens + Eriophorum vaginatum отвечает в современных условиях арктического склона Чукотского нагорья мезо- и гигромезофитным условиям относительно дренированных слабо покатых склонов, а синузия кустарников Salix fuscescens + S. pulchra — мезогигрофитным и гигрофитным условиям слабо дренированных склонов.

Исходя из этого можно предположить, что формирование фитоценотического ряда с единой подчиненной синузией Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum явилось результатом довольно длительной эволюции синузиальной структуры основных типов тундр района. В ходе этой эволюции генетически и экологически разнокачественными эдификаторными синузиями вырабатывались сходные условия среды обитания для одной подчиненной синузии.

В атлантическое время увеличение площадей снежников должно было привести к усилению позиций сфагновых мхов в верхних частях шлейфов и одновременно позиций синузии Salix tschuktschorum + Cassiope tetragona — в нижних. Усиление позиции этих синузий происходило за счет сокращения площадей травяно-зеленомошных тундр, приуроченных к средним частям шлейфов. Вместе с эдификаторами этих сообществ — травами-кочкообразователями — с нижних частей шлейфов вытеснялись и зеленые мхи. Однако это могло происходить не столько из-за преобладания там синузии Salix tschuktschorum + Cassiope tetragona, сколько из-за доминирования в моховом ярусе на участках распространения этой синузии других мхов, непосредственно связанных с макрохионными местообитаниями. Скорее всего, это были мхи родов *Racomitrium* и *Dicranoweisia*, которые в настоящее время представлены небольшими полосочками в краевых зонах снежников (обычно на нагорных террасах). Эти мхи вытесняли синузию Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum из пределов макро- и мезохионной зоны шлейфа и оставляли ей только ту территорию, в пределах которой преобладала синузия трав-кочкообразователей. Можно предположить, что ареалы синузий Eriophorum vaginatum + Carex lugens и Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum в это время не совпадали. Это было связано с тем, что синузия зеленых рыхлоковровых мхов вытеснялась из зоны эдификаторного влияния кочкообразующих трав с двух направлений — с верхней и нижней частей шлейфов. В верхней части шлейфа сказывалось давление сфагновых мхов, которые вторгались в зону кочкообразующих трав, образуя вместе с последними конгрегацию, описанную выше.

В средней и нижней частях шлейфа в ареал синузии кочкообразующих трав вторгались мхи макрохионных местообитаний. Таким образом, ареал синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum в это время был крайне сжат.

После климатического оптимума голоцена при уменьшении степени заснеженности территории со средних частей подгорных шлейфов были потеснены синузия сфагновых мхов (вверх, в сторону нагорных террас) и синузия Salix tschuktschorum + Cassiope tetragona (вниз, к нижним частям шлейфов). Одновременно с этим произошло усиление позиций синузий кочкообразующих трав и рыхлоковровых зеленых мхов. Отметим, что для северо-восточной Якутии и западной Чукотки «пик» зеленых мхов пришелся на начало и середину суббореального времени (5100—4800 и 3800 л. н.) (Каплина, Ложкин, 1982). Синузия зеленых мхов продвигалась вниз по шлейфу, по-видимому, более интенсивно, чем синузия трав-кочкообразователей. На участках «рыхлой» и редкой синузии Salix tschuktschorum + Cassiope tetragona мхи *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum* вытесняли мхи рода *Racomitrium* и формировали сообщества вместе с гемихионофильными кустарничками (случай ингрессии синузий). Отход полей цельнопокровных сфагновых тундр на верхние части шлейфов вызвал распадение исходной конгрегации синузий, в основе которой лежит синузия сфагновых мхов. В ходе этого процесса проявилось свойство относительной самостоятельности синузии Salix fuscescens + S. pulchra. Она сохранила свои позиции в зоне перехода от цельнопокровных сфагновых тундр к кустарничково-травяно-зеленомошным тундрам. Гипсометрически ниже этой зоны, в области средней части шлейфа, эта синузия распадается: из ее состава практически полностью выпадает *Salix fuscescens* (Холод, 1997). По всей видимости, время формирования этой синузии связано со временем максимального распространения цельнопокровных сфагновых тундр (атлантической эпохой). В последующем, в более холодные и сухие периоды голоцена, произошло распадение этой синузии с обособлением ее составных частей соответственно в зоне сфагновых тундр (*Salix fuscescens*) и в зоне преимущественного развития кочкарников с зелеными мхами (*Salix pulchra*). В атлантическую эпоху синузия занимала, по-видимому, гораздо бóльшие площади, чем в современном покрове (сейчас ширина зоны совместного существования двух видов-элементов этой синузии составляет 25—30 м), и тогда же потеснила травы-кочкообразователи. В последние эпохи голоцена (суббореальную и субатлантическую) уменьшение нормы снегонакопления и соответственно высоты снежного покрова способствовало уменьшению высоты растений синузии — в результате выработки жизненной формы, отвечающей условиям малоснежности. Произрастание полуполегающих кустов *Salix pulchra* стало возможным только на участках разреживания кочкарника *Eriophorum vaginatum* и *Carex lugens*, т. е. на тех участках, где конкурентное давление кочкообразующих трав было ослаблено. Именно на этих участках стало возможным особенно «пышное» развитие синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum. В середине голоценового времени синузия Salix fuscescens + S. pulchra существовала, по-видимому, без развивающихся под ее пологом зеленых мхов; место последних занимали сфагновые мхи. В то же время в ложбинах, характеризующихся относительно большей степенью заснеженности и большей степенью проточности, чем субплакоры района (пологие протяженные шлейфы), развивались высокие заросли *Salix pulchra* (с максимальным участием *Salix fuscescens* или вовсе без нее) с фрагментами синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum. Такие заросли часто отмечаются в настоящее время в подзоне типичных тундр Чукотки. Однако в современном покрове этих зарослей при наличии гигрофильных и мезогигрофильных трав (*Carex concolor*, *Calamagrostis arundinacea*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Alopecurus alpinus*) полностью отсутствуют травы-кочкообразователи. Связано это с достаточно высоким снежным покровом на участках с зарослями кустарников, при котором не могут произрастать травы-кочкообразователи, а также с затеняющим в летнее время влиянием высоких кустарников. Это определяло в среднеголоценовое время (как и в

современную эпоху) вытеснение с участков кустарниковых зарослей синузии Carex lugens – Eriophorum vaginatum. В последние фазы голоцена, когда произошло уменьшение снегонакопления и кустарники приобрели гемипростратную жизненную форму, они утратили сильные эдификаторные свойства. Низкие кустарники *Salix pulchra* стали использовать кочки *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum* как защиту от ветров, а синузия последних, таким образом, стала эдификаторной для кустарников ивы. Низкий стелющийся кустарник перешел в зону эдификаторного влияния травянистых кочек вместе с синузией зеленых рыхлоковровых мхов, которые здесь нашли благоприятную для себя среду, связанную с отсутствием сфагновых мхов.

Таким нам представляется в общих чертах процесс становления структуры, названной фитоценотическим рядом. Исходными для него явились, по-видимому, несколько конгрегаций, одна из которых — конгрегация с лежащими в ее основе сфагновыми мхами.[2] Механизмами становления этой структуры явились эгрессия и ингрессия синузий, а элементом, связующим несколько типов тундр, — синузия зеленых рыхлоковровых мхов.

Существенным механизмом становления структур растительного покрова является эволюция синузиальной структуры типов тундр. В процессе климатических смен голоценового времени происходили перемещения отдельных синузий из одного типа тундр в другие (эгрессия и ингрессия). В зависимости от степени выраженности эгрессии и ингрессии формировались различного рода пространственные структуры, которые наблюдаются в настоящее время в исследованном районе.

Исходя из этого можно сделать вывод, касающийся проблемы изучения горизонтальной неоднородности растительного покрова тундровой зоны в целом. Мы полагаем, что структуры растительного покрова можно рассматривать как временной срез и морфологическое отражение процессов развития фитоценотической структуры. Эти процессы приводят к изменению как вертикальной, или ярусной, структуры тундровых сообществ, так и, что гораздо более существенно, горизонтальной структуры. При этом радиус действия таких процессов не ограничивается фрагментами растительного покрова, традиционно относимыми к элементам внутриценотической неоднородности (мозаичности), но распространяется на более широкий круг явлений неоднородности растительного покрова, в который обычно включаются комплексные ассоциации и комплексы ассоциаций в понимании И. Д. Богдановской-Гиенэф (1928), В. Б. Сочавы (1931), В. Н. Андреева (1954), Б. Н. Норина (1962), В. В. Петровского (1962), Н. А. Миняева (1963).

Эволюционно-фитоценотический подход к изучению неоднородности растительного покрова тундровой зоны, предложенный в настоящей работе, позволяет отойти от жесткого разграничения внутриценотического и надценотического уровней неоднородности, поскольку в происхождении элементов неоднородности этих уровней лежит один процесс — происходящее во времени изменение силы эдификаторной синузии и как следствие этого — перемещение синузий из одного типа тундр в другой.

Безусловно, предложенная картина эволюционного становления структур растительного покрова, происходившего в течение голоценового времени, достаточно условна и схематична. Тем не менее мы полагаем, что общая схема эволюционного становления структур может послужить в дальнейшем основой подхода к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-50780).

---

[2] Для данного ряда мы затрудняемся указать степень его эволюционной продвинутости, поскольку это требует дополнительных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 714 с.

Александрова В. Д. Проект классификации растительности Арктики // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1715—1730.

Андреев В. Н. Растительный покров восточноевропейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1954. 40 с.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Тр. Петергоф. естест.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 265—376.

Борзенкова И. И. Пространственная реконструкция климата северного полушария для позднеатлантического оптимума, 6.2—5.3 тыс. лет назад // Зубаков В. А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л., 1986. С. 246—250.

Борисов П. М. Опыт реконструкции ледяного покрова Полярного бассейна в поздне- и послеледниковое время // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 61—70.

Боярская Т. Д., Киселев С. В., Кузьмина С. А. Особенности климата Западной Чукотки в позднем плейстоцене—голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М., 1989. С. 151—154.

Бурашникова Т. А., Муратова М. В., Суетова И. А. Климатическая модель территории Советского Союза во время голоценового оптимума // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 245—251.

Вейнбергс И. Г., Вощилко М. Е., Стелле В. Я. и др. Спорово-пыльцевые комплексы позднечетвертичных отложений и изменение климата и растительности района Чаунской губы // Палинология в континентальных и морских геологических исследованиях. Рига, 1976. С. 119—132.

Гитерман Р. Е., Голубева Л. В., Заклинская Е. Д. и др. Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. М., 1968. 272 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 177).

Зубаков В. А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л., 1986. 288 с.

Каплина Т. Н., Ложкин А. В. История развития растительности приморских низменностей Якутии в голоцене // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 207—220.

Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. (По материалам исследования черничново-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.; Л., 1963. 262 с.

Новейшие отложения и палеогеография плейстоцена Чукотки. М., 1980. 296 с.

Норин Б. Н. О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 161—171.

Палеогеография Северной Евразии в позднем плейстоцен-голоцене и географический прогноз. М., 1978. 76 с.

Петровский В. В. Комплексные ассоциации в растительном покрове тундры и лесотундры // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 172—181.

Савина С. С., Хотинский Н. А. Зональный метод реконструкции палеоклиматов голоцена // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 231—244.

Сочава В. Б. Некоторые основные понятия и термины тундроведения // Журн. Рус. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 2. С. 125—135.

Сочава В. Б. О происхождении флоры северных полярных стран // Природа. 1944. № 4. С. 45—55.

Толмачев А. И., Юрцев Б. А. История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 87—100.

Томская А. И. Климат позднеледниковья и голоцена Якутии (по палинологическим данным) // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М., 1989. С. 109—116.

Холод С. С. Структура растительного покрова и ее отражение на геоботанических картах (на примере тундр Западной Чукотки): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 18 с.

Холод С. С Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова (на примере арктической тундры острова Врангеля) // Геоботаническое картографирование 1989. Л., 1989. С. 61—71.

Холод С. С. Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 1. Цельнопокровные кустарничково-травяно-моховые (сфагновые) тундры // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 48—62.

Холод С. С. Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 2. Пятнистые кустарничково-травяно-моховые (зеленомошные) тундры // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 10—22.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.

Хотинский Н. А., Савина С. С. Палеоклиматические схемы территории СССР в бореальном, атлантическом и суббореальном периодах голоцена // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1985. № 4. С. 18—34.

Юрковская Т. К., Елина Г. А. Крупномасштабное картографирование палеорастительности голоцена // Геоботаническое картографирование 1991. СПб., 1992. С. 3—12.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122. Вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VI 1996

SUMMARY

The evolutionary approach to the study of territorial heterogeneity of vegetation cover in tundra zone is proposed. The probable direction of evolutionary process of sinusial structure in different types of tundra which took place during climatic fluctuation during Holocene is considered. This analysis is based on the three concrete structures of vegetation cover in arctic slope of Chukotka mountains. The changes of general humidity and the degree of snow-drifting of the area beginning with middle Holocene resulted in the disintegration of complex structures of vegetation cover (congregation). This disintegrating process had its own mechanism, the territorial divergence (egression) of sinusia. In some cases the evolution of territorial heterogeneity of vegetation cover has been corrected by the superposition (ingression) of sinusia. The evolutionary changes of area of an edificatorian sinusium and its weakening in particular determined the intensity and some peculiarities of horizontal displacement of sinusia. These changes have been reflected in the peculiarities of morphological structure of the heterogeneous vegetation cover in Chukotka arctic tundras.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.263

© И. А. Константинова

УЛЬТРАСТРУКТУРА И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ *CHLOROCOCCUM NOVAE-ANGLIAE* (*CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCALES*)

I. A. KONSTANTINOVA. THE ULTRASTRUCTURE AND TAXONOMY OF *CHLOROCOCCUM NOVAE-ANGLIAE* (*CHLOROPHYTA, CHLOROCOCCALES*)

Показано, что по строению оболочки и пиреноида *Chlorococcum novae-angliae* резко отличается от других видов рода *Chlorococcum* и обнаруживает черты сходства с представителями рода *Chlamydomonas*. Предложена новая комбинация: *Chlamydomonas novae-angliae* comb. nov.

Виды рода *Chlorococcum* имеют мелкие размеры (10—50 мкм), что затрудняет изучение деталей их организации в световом микроскопе. При разработке систематики данного рода наряду с морфологическими используются физиологические и биохимические критерии (Starr, 1955; Archibald, Bold, 1970; Gartner, Ettl, 1988), тем не менее между некоторыми видами границы не выявлены. Электронно-микроскопические исследования позволяют в значительной степени расширить и углубить сведения о клеточной организации видов. В частности, это касается строения таких структур, как хлоропласт, пиреноид, жгутиковый аппарат, оболочка и т. п.

Целью настоящей работы являлись выявление особенностей ультраструктурной организации *C. novae-angliae* и уточнение систематического положения этого вида.

Материалы и методы

Объектом исследования был типовой образец *Chlorococcum novae-angliae* Arch. et Bold, штамм № 1775, полученный из коллекции Техасского университета (США).

Водоросли выращивали на агаризованной среде Болда (3 NBBM) (Archibald, Bold, 1970) в течение 10 сут при освещенности 8000—9000 лк, продолжительности освещения 8 ч в сутки и температуре в световой период 23—26 °С. Для исследования апланоспор использовали культуры 4-недельного возраста. Перед фиксацией штрихи заливали теплым агаром и нарезали мелкими кубиками. Образцы фиксировали 4 %-ным раствором глутарового альдегида на жидкой среде Болда (рН 6.6) при температуре 4 °С, постфиксировали 2 %-ным раствором осмиевой кислоты, обезвоживали в серии спиртов и ацетоне, заливали в аралдит. Ультратонкие срезы получали на ультратоме LKB-III. Изучение образцов проводили на электронных микроскопах «Tesla-BS-500» и «Jem-7a» при ускоряющем напряжении 60 кВ. Для контроля проводили 4 повторные фиксации образцов.

Результаты и обсуждение

P. Archibald и H. Bold (1970 : 35) в диагнозе вида *Chlorococcum novae-angliae* указывают: «...в двухнедельных культурах шаровидные вегетативные клетки достигают диаметра 10.0—15.0 мкм, с клеточной оболочкой толщиною 1.0 мкм; в старых культурах клетки увеличиваются в размерах. Хлоропласт обычно содержит один

пиреноид, окруженный фрагментированной крахмальной обкладкой. Клетки одноядерные. Размножение осуществляется зооспорами и апланоспорами. Зооспоры грушевидные (10.0—12.0 × 5.5—6.0 мкм) с ядром и стигмой в передней части клетки. В зооспорангии образуются по 2—4 зооспоры, что похоже на *Chlamydomonas*».

В изученном нами материале *Chlorococcum novae-angliae* полностью отсутствовали неподвижные вегетативные клетки и апланоспоры, а встречались только подвижные (зооспоры и вегетативные клетки) и материнские клетки с зооспорами. Для этого вида очень характерно пальмеллевидное состояние. Оболочка подвижных клеток 0.03—0.07 мкм толщ. едва различима в световом микроскопе, и только жесткие очертания клетки позволяют говорить о ее существовании. На микрофотографиях (см. таблицу-вклейку, *1*) видно, что оболочка состоит из 2 слоев: наружного слоя 0.012—0.015 мкм толщ. из периодично чередующихся единиц и лежащего под ним слоя 0.02—0.05 мкм толщ. из рыхло расположенных фибрилл. Под оболочкой наблюдаются электронно-плотные структуры типа ломасом или плазмалеммосом.

Хлоропласт содержит собранные в пачки тилакоиды — в среднем 10 пачек на срез (см. таблицу-вклейку, *2*). Каждая пачка образована 2—4 плотно прижатыми друг к другу тилакоидами. Иногда пачки соединяются друг с другом и образуют более крупные комплексы, в которых число тилакоидов может доходить до 8. В строме хлоропласта присутствует много рибосом, а также встречаются крахмальные зерна (3—10 на срез) и электронно-плотные глобулы. Хлоропласт окружен ровной оболочкой.

Каждая клетка имеет в основном один пиреноид, лишь изредка встречаются клетки с двумя пиреноидами и более. Строма пиреноида, как правило, плотнее стромы хлоропласта. Пиреноид имеет фрагментированную обкладку из 3—5 крахмальных зерен, снаружи окруженную пачками из тилакоидов хлоропласта, часть которых подходит к обкладке и проникает в нее (см. таблицу-вклейку, *3*). Однако в строме пиреноида выявлены лишь одиночные тилакоиды, которые проходят в основном в одной плоскости. При делении клетки пиреноид, по всей видимости, образуется de novo (см. таблицу-вклейку, *4, 5*).

Стигма располагается в периферической части хлоропласта, отделена от его оболочки несколькими тилакоидами и состоит из одного ряда электронно-плотных глобул.

Ядро обычно лежит в переднем конце клетки (см. таблицу-вклейку, *2*). Вдоль ядерной оболочки обнаруживается широкий, иногда почти сплошной ободок конденсированного хроматина, в нуклеоплазме присутствуют многочисленные хроматиновые глыбки (см. таблицу-вклейку, *2, 6*). Такое ядро, согласно классификации, разработанной Т. В. Седовой (1989), следует отнести к сложному хромоцентрическому типу организации. Ядерная оболочка часто образует инвагинации (см. таблицу-вклейку, *6*). Подобное явление широко распространено среди водорослей различного систематического положения, обнаруживающих черты специализации, и обычно приурочено к началу деления ядра (Tippit et al., 1975; Schornstein, Scott, 1982; Triemer, 1982; Broadwater, Scott, 1983; Scott, 1983; Spector, 1984; Motomura, Sakai, 1985; Scott, 1986). Ядрышко плотное, компактное, иногда в нем различаются более или менее темные зоны. Поры встречаются редко.

Диктиосомы расположены преимущественно вблизи ядра и состоят из 6—8 уплощенных цистерн и многочисленных пузырьков.

Митохондрии имеют плотную строму и беспорядочно ориентированные пластинчатые кристы (см. таблицу-вклейку, *2*).

В клетках *C. novae-angliae* помимо сократительных вакуолей, которые расположены около базальных тел, обнаружены вакуоли еще 4 типов: 1) электронно-прозрачные, 2) с электронно-плотным содержимым, 3) с закрученными мембранами внутри, 4) с мембранами и электронно-плотным содержимым.

Как отмечалось выше, нам не удалось встретить типичные для жизненного цикла *Chlorococcum* неподвижные вегетативные клетки и апланоспоры. В материнских клетках образуется по 4 зооспоры, что очень характерно и для *Chlamydomonas*, как отмечали Archibald и Bold (1970), описывая этот вид.

Зооспоры исследованных нами видов хлорококка характеризуются двухслойной оболочкой: наружный слой обычно состоит из чередующихся субъединиц, под ним у подавляющего большинства видов располагается электронно-плотный слой (Константинова, 1991). Однако 3 вида, в том числе *Chlorococcum novae-angliae*, составляют исключение. В частности, у этого вида вместо четкого электронно-плотного слоя образуется рыхлый фибриллярный слой, у других видов подобный слой встречается исключительно в вегетативных клетках.

Слой, состоящий из периодично чередующихся субъединиц, характерен для подвижных клеток многих представителей вольвоксовых и хлорококковых (Roberts et al., 1972; Schnepf et al., 1976; Deason, Schnepf, 1977; Miller, 1978; Domozych et al., 1981). Некоторые авторы (Domozych et al., 1981) отмечают неоднородность этого слоя, внутренняя часть которого отличается по химическому составу от наружной и рассматривается как переходная к следующему внутреннему слою.

Четко выраженный электронно-плотный слой отсутствует у многих монадных зеленых водорослей, в том числе и у некоторых видов рода *Chlamydomonas*, но характерен для хлорококковых водорослей, например *Pediastrum* (Gawlik, Millington, 1969), *Scotiellopsis* (Punčochařova, Kalina, 1981), *Scenedesmus* (Burzyk, 1973; Nilshammer, Walles, 1974), *Chlorella* (Atkinson et al., 1972), причем он является основной частью так называемой триламеллярной структуры клеточной оболочки (Константинова, 1995). В то же время в оболочках *Chlorococcum novae-angliae*, как и у вольвоксовых, электронно-плотный слой не выражен.

У большинства исследованных видов хлорококка на определенных этапах жизненного цикла, а именно после остановки зооспор, в оболочке появляется третий фибриллярный слой, который в процессе роста клеток утолщается в разной степени у различных видов. Отличительной особенностью *C. novae-angliae* является то, что этот слой присутствует на всем протяжении жизненного цикла, в том числе и в зооспорах, при этом сохраняется в неизменном виде (Константинова, 1991). Таким образом, если у большинства видов *Chlorococcum* оболочка на протяжении жизненного цикла претерпевает значительные изменения, то у *C. novae-angliae* она практически остается неизменной, как и у видов рода *Chlamydomonas* (Roberts et al., 1972; Matsuda, 1988).

Для хлорококков характерны пиреноиды со сплошной, имеющей перфорации крахмальной обкладкой и одиночными тилакоидами в строме. Из 22 исследованных видов 4 составляют исключение, в том числе и *C. novae-angliae* (Седова, Константинова, 1994). Пиреноид со структурной организацией, как у *C. novae-angliae*, а именно с фрагментированной крахмальной обкладкой и одиночными тилакоидами в строме, встречается и у некоторых видов хламидомонады (Болдина, 1996).

По строению хлоропласта виды рода *Chlorococcum* практически не отличаются от видов рода *Chlamydomonas* (Ettl, 1976).

Стигма, описанная у *Chlorococcum novae-angliae*, присуща, как правило, представителям всего отдела *Chlorophyta* (Dodge, 1973; Седова, 1977).

Особенности жизненного цикла, а именно отсутствие характерных для хлорококка неподвижных вегетативных клеток и апланоспор, а также своеобразие ультраструктуры оболочки и пиреноида *Chlorococcum novae-angliae*, обнаруживающих черты сходства с таковыми водорослей рода *Chlamydomonas*, дают основание для пересмотра систематического положения данного вида и перенесения его в состав рода *Chlamydomonas*.

Chlamydomonas novae-angliae (Arch. et Bold) Konstan. comb. nov. — *Chlorococcum novae-angliae* Arch. et Bold, 1970, in Phycol. Studies. 11. Univ. Texas Publ., N 7015 : 35, fig. 2, 65.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болдина О. Н. Основные типы ультраструктурной организации пиреноидов у *Chlamydomonas* (*Chlorophyta, Chlamydomonadales*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 49—57.

Константинова И. А. Сравнительное изучение тонкого строения клеточной оболочки у видов рода *Chlorococcum* Menegh. (*Chlorophyta*) // Альгология. 1991. Т. 1. № 2. С. 17—23.

Константинова И. А. Строение оболочки одноклеточных зеленых водорослей (*Chlorophyta*) // Альгология. 1995. Т. 5. № 3. С. 238—249.

Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. Л., 1977. 172 с.

Седова Т. В. Классификация ядер водорослей и их основные структурные типы у *Chlorococcum* (*Chlorophyta*) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 1594—1597.

Седова Т. В., Константинова И. А. Ультраструктура видов рода *Chlorococcum* (*Chlorophyta, Chlorococcales*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 40—46.

Archibald P., Bold H. Phycological studies. 11. The genus *Chlorococcum* Meneghini. Austin, 1970. 115 p.

Atkinson A. W., Gunnig B. E. S., John P. S. L. Sporopollenin in the cell wall of *Chlorella* and other algae. Ultrastructure, chemistry and incorporation of C-acetate, studied in synchronous cultures // Planta. 1972. Bd 107. N 1. S. 1—32.

Broadwater S., Scott J. Fibrous vacuole associated organelles (FVAO's) in the *Florideophyceae*: a new interpretation of the «appareil cinetique» // Phycologia. 1983. Vol. 22. N 3. P. 225—233.

Burzyk J. The chemical composition and ultrastructure of the cell wall of *Scenedesmus obliquus*. II. Acids, proteins, antigens // Folia Histochemica et Cytochemica. 1973. Vol. 2. N 2. P. 135—154.

Deason T. K., Schnepf E. Fine structure of *Nautococcus mammilatus* (*Chlorococcales, Chlorophyceae*), a coccoid alga with tomentose cell wall // J. Phycol. 1977. Vol. 13. N 3. P. 218—224.

Dodge J. D. The fine structure of algal cells. London; New York, 1973. 261 p.

Domozych D. S., Mattox K. R., Stewart K. D. In vivo cell wall ontogenesis in Chlorophycean flagellates. I. The cell wall, endomembrane system and interphase wall expansion // Cytobios. 1981. Vol. 32. N 127—128. P. 147—165.

Ettl H. Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg // Beih. zur Nova Hedwigia. 1976. N 49. S. 1—1122.

Gärtner G., Ettl H. Neugliederung der Gattung *Chlorococcum* Meneghini (*Chlorophyta, Chlamydophyceae, Chlorococcales*) // Nova Hedwigia. 1988. Bd 47. N 3—4. S. 271—278.

Gawlik S. R., Millington W. F. Pattern formation and the fine structure of the developing cell wall in colonies of *Pediastrum boryanum* // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56. N 9. P. 1084—1093.

Matsuda Y. The *Chlamydomonas* cell walls and their degrading enzymes // Jap. J. Phycol. 1988. Vol. 36. N 3. P. 246—264.

Miller D. H. Cell wall chemistry and ultrastructure of *Chlorococcum oleofaciens* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1978. Vol. 14. N 2. P. 189—194.

Motomura T., Sakai Y. Ultrastructural studies on nuclear division in the sporophyte of *Carpomitra cabrerae* (Clemente) Kutz. (*Phaeophyta, Sporochnales*) // Jap. J. Phycol. 1985. Vol. 33. N 3. P. 199—209.

Nilshammer M., Walles B. Electron microscope studies on cell differentiation in synhronized cultures of the green alga *Scenedesmus* // Protoplasma. 1974. Vol. 79. N 3—4. P. 317—332.

Punčochařova M., Kalina T. Taxonomy of the genus *Scotiellopsis* Vinatzer (*Chlorococcales, Chlorophyta*) // Arch. Hydrobiol. 1981. Vol. 60. N 2. Suppl. P. 119—147.

Roberts K., Gurney L., Smith M., Hills G. J. Structure, composition and morphogenesis of the cell wall of *Chlamydomonas reinhardtii*. I. Ultrastructure and preliminary chemical analysis // J. Ultrastr. Res. 1972. Vol. 40. N 5—6. P. 599—613.

Schnepf E., Deichgräter G., Ettl H. *Gleomonas* oder *Chlamydomonas* // Plant Syst. Evol. 1976. Vol. 125. N 2. P. 229—254.

Schornstein K. L., Scott J. Ultrastructure of cell division in the unicellular red alga *Porphyridium purpureum* // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60. N 1. P. 85—97.

Scott J. L. Mitosis in the freshwater red alga *Batrachospermum ectocarpum* // Protoplasma. 1983. Vol. 118. N 1. P. 56—70.

Scott J. L. Ultrastructure of cell division in the unicellular red alga *Flintiella sanguinaria* // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64. N 3. P. 516—524.

Scott J. L., Bullock K. W. Ultrastructure of cell division in *Cladophora*. Pregametangial cell division in the haploid generation of *Cladophora flexuosa* // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54. N 13. P. 1546—1560.

Spector D. L. Dinoflagellate nuclei // Dinoflagellates. London etc., 1984. P. 107—147.

Starr R. C. A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other spherical zoosporeproducing genera of the *Chlorococcales* // Indiana University Publication Sci. Ser. 1955. N 20. P. 1—111.

Tippit D. H., McDonald K. L., Pickett-Heaps J. D. Cell division in the centric diatom *Melosira varians* // Cytobiologie. 1975. Vol. 12. N 1. P. 52—73.
Triemer R. E. A unique mitotic variation in the marine dinoflagellate *Oxyrrhis marina* (*Pyrrophyta*) // J. Phycol. 1982. Vol. 18. N 4. P. 399—411.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 II 1997

SUMMARY

Ultrastructural investigation of *Chlorococcum novae-angliae* has revealed that the structure of the cell wall and pyrenoid of this species is strikingly different from that of other species of *Chlorococcum* and similar to that of the species of the genus *Chlamydomonas*. These characters and the peculiarities of the life cycle give grounds to revise the systematic position of this alga and to place it in the genus *Chlamydomonas*.

Chlamydomonas novae-angliae (Arch. et Bold) Konstan. comb. nov. — *Chlorococcum novae-angliae* Archibald et Bold, 1970, in Phycol. Studies 11, Univ. Texas Publ., N 7015 : 35, fig. 2, 65.

УДК 582.263

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 7

© О. В. Гаврилова, Е. Е. Руданова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕХОДА ЗООСПОР В ВЕГЕТАТИВНЫЕ КЛЕТКИ У НЕКОТОРЫХ КОККОИДНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHLOROPHYTA*)

O. V. GAVRILOVA, E. E. RUDANOVA. THE MORPHOLOGICAL PECULTARITIES OF THE TRANSITION OF THE ZOOSPORES TO THE VEGETATIVE CELLS IN SOME COCCOID GREEN ALGAE

Методом сканирующей электронной микроскопии изучены морфологические особенности перехода зооспор в вегетативное состояние в жизненном цикле 3 видов зеленых коккоидных водорослей *Bracteacoccus minor, Spongiochloris typica, Parietochloris alveolaris* (*Neochloris alveolaris*). Показано, что процесс остановки зооспор сопровождается втягиванием жгутиков и имеет свои особенности у всех 3 видов. Обсуждается связь особенностей данного процесса с ультраструктурным строением зооспор.

Зооспоры зеленых коккоидных водорослей обладают двумя гладкими жгутиками (Starr, 1955; Trainor, McLean, 1964; Friedmann, Ocampo-Paus, 1965).

Исследования последних десятилетий, проведенные с применением электронно-микроскопических и биохимических методов, показали, что детали организации зооспор в пределах класса *Chlorophyceae* могут существенно варьировать, в том числе весьма вариабельны детали строения жгутикового аппарата.

Внутри класса *Chlorophyceae* описаны 3 типа жгутикового аппарата: «хламидомонадный» — со смещением базальных тел «по часовой стрелке»; «ульвовый» — со смещением базальных тел «против часовой стрелки» и жгутиковый аппарат без выраженного смещения и с параллельно расположенными базальными телами (O'Kelly, Floyd, 1984; Громов, Гаврилова, 1986; Kouwets, 1991a, b). Значение этих различий для систематики зеленых водорослей до сих пор является предметом дискуссий.

Система зеленых водорослей неоднократно подвергалась ревизии различными альгологами, бравшими за основу тот или иной критерий, например количество ядер в вегетативных клетках (Ettl, Komárek, 1982), особенности клеточного цикла (Sluiman et al., 1989), особенности строения зооспор (Watanabe, Floyd, 1989, 1992; Deason et al., 1991).

Изучение клеточного цикла обычно ограничивается процессами спорогенеза и митоза. О важнейшем этапе жизненного цикла — переходе зооспор в вегетативное состояние — имеются лишь отрывочные сведения. Данные об особенностях этих процессов позволили бы более четко разграничить филетические группы и построить более аргументированную систему коккоидных зеленых водорослей.

Материал и методика

Использовали чистые культуры *Parietochloris alveolaris* (Bold) Watanabe et Floyd (*Neochloris alveolaris*), *Spongiochloris typica* Tranor et McLean, *Bracteacoccus minor* (Chod.) Petrova из коллекции лаборатории микробиологии Биологического научно-исследовательского института С.-Петербургского государственного университета (СПбГУ).

Все культуры выращивали на среде № 1 (Громов, 1965) при непрерывном освещении 2000 лк и температуре 25 °С. Для индукции массового выхода зооспор 5-суточные культуры, выращенные на агаризованной среде, осторожно заливали жидкой средой и помещали в темноту на 12—18 ч при температуре 20 °С. Зооспоры скапливались в верхнем слое жидкости, который использовали для эксперимента.

Остановку зооспор наблюдали при освещении суспензии зооспор в чашке Петри лампой накаливания с интенсивностью 100 Вт · м²/с.

В момент остановки клетки фиксировали 1 %-ным забуференным раствором OsO_4 в соотношении 1 : 1 по объему. Суспензию переносили в центрифугу, в пробирки, на дно которых было положено покровное стекло, и центрифугировали в течение 15 мин при 3000 об/мин. Затем покровные стекла с осевшим на них материалом отмывали 0.05 М натрий-фосфатным буфером (рН 7.0) и обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации вплоть до абсолютного спирта, проводили через критическую точку, напыляли золотом и просматривали в сканирующем микроскопе Hitachi-300.

Результаты и обсуждение

Наблюдения на светооптическом уровне показали, что зооспоры всех видов при переходе в вегетативное состояние жгутики не отбрасывают. Исчезновение жгутика в результате втягивания происходит очень быстро, и проследить этот процесс не удается.

Зооспоры *Parietochloris alveolaris* через 15—17 мин после включения света начинают вращаться на одном месте и постепенно округляются. Через 20—25 мин они останавливаются, и жгутик исчезает вскоре после остановки.

У зооспор *Bracteacoccus minor* изменение движения в данных условиях эксперимента происходит уже через 10 мин, и клетки почти сразу останавливаются. В этот момент они уже имеют форму, характерную для вегетативных клеток. В отличие от *Parietochloris alveolaris* движущиеся жгутики видны еще 5—7 мин, затем их колебания прекращаются, и можно отметить постепенное укорочение длины жгутика.

Зооспоры *Spongiochloris typica* дольше всех сохраняют веретеновидную форму клеток и нормальное движение. Останавливаются они через 20—25 мин. После остановки происходит округление клеток, и еще на протяжении 10 мин можно наблюдать неподвижные, расположенные параллельно жгутики. Затем они исчезают.

Изучение процесса перехода зооспоры в вегетативное состояние с помощью сканирующего микроскопа показало, что перед остановкой зооспоры *Parietochloris alveolaris* представляют собой грушевидные клетки и, по всей видимости, имеют билатеральную симметрию (табл. I, *1*). Базальные тела располагаются в хорошо выраженной папилле. Угол между ними составляет 180° (табл. I, *1*).

После остановки задний конец клетки все больше округляется, жгутики значительно укорачиваются, а основания жгутиков оказываются разнесенными (табл. I, *2*). Истончение жгутика на конце, характерное для всех зеленых водорослей, сохраняется

вплоть до момента втягивания жгутика (табл. I, *3*). После исчезновения жгутиков папилла сохраняется долгое время (табл. I, *4*).

Зооспора *Bracteacoccus minor* имеет веретеновидную форму, два жгутика с параллельно расположенными основаниями, между которыми видна одна из двух сократительных вакуолей (табл. II, *1*). Сократительные вакуоли исчезают до остановки. На этой стадии клетка формирует вырост на заднем конце, вероятно, связанный с перемещением органелл (табл. II, *2*). К моменту остановки сохраняется параллельное расположение оснований жгутиков, а их концы становятся тупыми. После остановки наблюдаются округлые клетки с укороченными жгутиками. На поверхности виден характерный рельеф (табл. II, *3*), который формируют расположенные под мембраной аксонемы. Можно предположить, что здесь действительно происходит втягивание жгутиков непосредственно под мембрану клетки без нарушения структуры аксонемы.

Зооспоры *Spongiochloris typica* имеют веретеновидную форму клетки, базальные тела располагаются под углом, близким к 180°, между ними лежат сократительные вакуоли (табл. III, *1*). Непосредственно перед остановкой происходит редукция папиллы, жгутики плотно прижаты друг к другу, сократительные вакуоли сохраняются (табл. III, *2*). В момент остановки форма клетки становится более округлой, базальные тела располагаются почти параллельно, длина жгутиков уменьшается, а концы их по-прежнему заострены (табл. III, *3*). Тупые концы жгутиков наблюдаются только у совершенно круглых клеток с ровной поверхностью.

Все 3 изученных вида водорослей имеют сходный жизненный цикл, их размножение происходит с помощью зооспор или апланоспор. Но на ультраструктурном уровне эти водоросли имеют существенные различия, в частности в строении жгутикового аппарата.

Детали цитологического строения *Spongiochloris typica* в целом соответствуют строению, характерному для класса *Chlorophyceae*. Базальные тела жгутиков ориентированы под углом 180° друг к другу и находятся в фиксированном положении. Они имеют абсолютную ориентацию «по часовой стрелке», без существенного перекрывания. Два пары микротрубочковых корешков располагаются крестообразно, что в целом характерно для «хламидомонадного» типа строения жгутикового аппарата (Gavrilova, Gromov, 1991).

Строение зооспор *Parietochloris alveolaris* имеет значительные отличия от строения, типичного для водорослей класса *Chlorophyceae* s. str. (Громов, Гаврилова, 1987). Базальные тела жгутиков образуют тупой угол, сильно смещены относительно друг друга и перекрываются приблизительно на 1/3 длины. Жгутиковый аппарат имеет абсолютную конфигурацию «против часовой стрелки». Основания базальных тел непосредственно контактируют с внешней мембраной ядерной оболочки.

Строение жгутикового аппарата *Bracteacoccus minor* в целом соответствует схеме, характерной для подвижных клеток водорослей класса *Chlorophyceae*, однако здесь наблюдается ряд особенностей. Базальные тела располагаются параллельно друг другу и строго зафиксированы. Жгутиковый аппарат имеет абсолютную конфигурацию «по часовой стрелке» (Громов, Гаврилова, 1986). Зооспоры такого типа, по-видимому, встречаются среди зеленых водорослей достаточно редко, и такие виды рассматриваются как представители отдельной малоизученной филогенетической линии.

Результаты наших исследований показали, что только для зооспор *Bracteacoccus minor* наблюдается истинное втягивание жгутика. При этом не происходит разборки аксонемы, и жгутики втягиваются в клетку, сохраняя характерное для них параллельное расположение.

У *Bracteacoccus minor* ядро находится очень близко к поверхности. Дезинтеграция аксонемы начинается, по-видимому, после нарушения контакта базальных тел с ядром. Зооспоры рода *Bracteacoccus* близки по строению к таковым рода *Dictyochloris* (Kouwets, 1991a). У вегетативных клеток *Dictyochloris fragrans* Vischer et Starr присутствуют центриоли в интерфазе. Центриолями первого деления служат базальные тела жгутиков, мигрирующие к ядрам, а при втягивании аксонемы сохраняются

связки между базальными телами (Kouwets, 1991b). Судя по полученным нами данным, трансформация зооспор *Bracteacoccus minor* в вегетативные клетки идет сходным образом. Базальные тела не теряют параллельного расположения и перемещаются вместе с аксонемой вглубь клетки в сторону ядра. На основе сходства ультраструктуры зооспор и митоза было предложено выделить роды *Bracteacoccus* и *Dictyochloris* в отдельное семейство (Kouwets, 1994). Сходство процесса трансформации зооспор также свидетельствует о филетической близости этих родов.

Для *Spongiochloris typica*, являющегося типичным представителем класса *Chlorophyceae*, вероятно, характерен процесс разборки аксонемы. Такого рода трансформации подвижных клеток в жизненном цикле, по-видимому, встречаются достаточно часто. Так, например, процесс разборки аксонемы под мембраной наблюдался для оомицетов филогенетически далеко отстоящей от зеленых водорослей группы (Holloway, Heath, 1977). Аксонема при этом теряет связь с базальными телами. Среди зеленых водорослей разборка аксонемы наблюдалась у зооспор *Protosiphon botryoides* (Kütz) Klebs (Kouwets, Schaaf, 1992), *Hyrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh. (Marchant, Pickett-Heaps, 1972). Судьба базальных тел при этом бывает разной: либо они мигрируют к ядру и превращаются в центриоли первого митоза (*Protosiphon botryoides*), либо разбираются вместе с аксонемой, а центриоли формируются de novo (*Hydrodictyon reticulatum* и *Protosiphon gelatinosa*). О том, что происходит с базальными телами *Spongiochloris typica*, можно будет судить лишь после тщательных исследований ультратонких срезов.

У *Parietochloris alveolaris*, занимающего по строению зооспор особое положение, также происходит разборка аксонемы под мембраной клетки, но в отличие от *Spongiochloris typica* долгое время сохраняется папилла, в которой располагается ядро. Базальные тела зооспор *Parietochloris alveolaris* непосредственно находятся на выросте ядерной мембраны, и представляется вероятным, что они не теряют своей связи с ядром.

Положение родов *Spongiochloris* и *Parietochloris* в общей системе зеленых водорослей является дискуссионным. Исследование процессов трансформации зооспор в жизненном цикле, в особенности судьбы базальных тел, позволит более обоснованно судить о филогенетической близости родов.

Выражаем глубокую благодарность В. М. Андреевой (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН) за ряд существенных замечаний и дополнений в ходе подготовки рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громов Б. В. Коллекция культур водорослей Биологического института ЛГУ // Тр. Петергофского биол. ин-та. Вопросы микробиологии. 1965. Т. 19. С. 125—130.

Громов Б. В., Гаврилова О. В. Ультраструктура зооспор одноклеточной водоросли *Bracteacoccus minor* (*Chlorophyta, Chlorococcales*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 66—71.

Громов Б. В., Гаврилова О. В. Особенности ультраструктуры жгутикового аппарата зооспор одноклеточной зеленой водоросли *Neochloris alveolaris* // Цитология. 1987. Т. 29. № 6. С. 637—641.

Deason T. R., Silva P. C., Watanabe S., Floyd G. L. Taxonomic status of the species of the green algae genus *Neochloris* // Plant. Syst. Evol. 1991. Vol. 1. P. 213—219.

Ettl H., Komárek J. Was versteht man unter dem Begriff 'coccale Grünalgen'? (Systematische Bemerkungen zu den Grünalgen II) // Algol. Stud. 1982. Vol. 29. P. 345—374.

Friedmann I., Ocampo-Paus R. Bracteacoccus minor (Chodat) Petrová var. *desertorum* n. var., a remarkable alga from the Negev // Nova Hedwigia. 1966. Vol. 10. N 3—4. P. 482—494.

Gavrilova O. V., Gromov B. V. Zoospore ultrastructure in *Spongiochloris typica* // Algol. Stud. 1991. Vol. 61. P. 95—102.

Holloway J., Heath C. Morphogenesis and the role of microtubules in synchronous populations of *Saprolegnia* zoospores // Experimental Myciology. 1977. Vol. 1. P. 9—29.

Kouwets F. A. C. Membrane flow during zoosporogenesis in the coenocytic green alga *Dictyochloris fragrans* Vischer ex Starr (*Chlorophyta, Chlorellales*). An ultrastructural and cytochemical study // Protoplasma. 1991a. Vol. 161. P. 1—11.

Kouwets F. A. C. Mitosis in the coenocytic coccoid green alga *Dictyochloris fragrans* Vischer ex Starr (*Chlorophyta, Chlorellales*) // Crypt. Bot. 1991b. Vol. 2. P. 104—114.
Kouwets F. A. C. The cell cycle in multinucleate coccoid green algae: ultrastructure and systematics // Rijksherbarium. Hortus botanicus. Leiden, 1994. 161 p.
Kouwets F. A. C., van der Schaaf P. J. Ultrastructural study of mitosis in the coenocytic soil alga *Protosiphon botryoides* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 526—537.
Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D. Ultrastructure and differentiation of *Hydrodictyon reticulatum*. III. Formation of the vegetative daughter net // Aust. J. Bot. Sci. 1972. Vol. 25. P. 256—278.
O'Kelly C. J., Floyd G. L. Flagellar apparatus absolute orientations and the phylogeny of the green algae // BioSystems. 1984. Vol. 16. P. 227—251.
Sluiman H. J., Kouwets F. A. C., Blommers P. C. J. Classification and definition of cytokinetic patterns in green algae: sporulation versus (vegetative) cell division // Arch. Protistenkd. 1989. Vol. 137. P. 277—290.
Starr R. C. A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other spherical, zoospore-producing genera of the *Chlorococcales* // Indiana Univ. Pub. Sci, Bloomington, 1955. Ser. 20. N 20. 111 p.
Trainor F. R., McLean R. J. A study of a new species of *Spongiochloris* introduced into sterile soil // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51. N 1. P. 57—60.
Watanabe S., Floyd G. L. Comparative ultrastructure of the zoospores of nine species of *Neochloris* (*Chlorophyta*) // Plant. Syst. Evol. 1989. Vol. 168. P. 195—219.
Watanabe S., Floyd G. L. Comparative ultrastructure of the zoospores with parallel basal bodies from the green algae *Dictyochloris fragrans* and *Bracteacoccus* sp. // Amer. J. Bot. 1992. Vol. 79. N 5. P. 551—555.

Санкт-Петербургский государственный университет
Получено 25 VII 1996

SUMMARY

Using SEM the transformation of zoospores during the life cycle of three species of coccoid green algae was investigated. The process of transition from the motile cells to the vegetative coccoid cells in *Bracteacoccus minor* (Chod.) Petrova, *Spongiochloris typica* Tranor et McLean, *Parietochloris alveolaris* (*Neochloris alveolaris*) (Bold) Watanabe et Floyd was described. It was shown that the zoospores do not lose their flagella. Only in *Bracteacoccus minor* pulling in the axonema without its disorganization was detected. During transformation of zoospores in *Spongiochloris typica* and *Parietochloris alveolaris* disorganization of flagellar apparatus occurred near the plasma membrane. The possible role of the characteristic features of the life cycle in the systematics of coccoid green algae is discussed.

УДК 581.9 : 582.32(571.66) Бот. журн., 1998 г., т. 83, N 7

© В. Я. Черданцева, С. В. Осипов

К ФЛОРЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ (*MUSCI*) ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

V. Ya. CHERDANTSEVA, S. V. OSIPOV. ON THE MOSS (*MUSCI*) FLORA OF KAMCHATKA PENINSULA

Приведен аннотированный список 106 видов мхов, относящихся к 70 родам и 30 семействам. 16 видов указываются для Камчатки впервые.

В первой публикации по мхам Камчатки, появившейся в начале XIX в. (Wahlenberg, 1811), для полуострова указывался 31 вид. Спустя более чем столетие участники Шведско-Камчатской экспедиции (1920—1922 гг.) собрали большую коллекцию мхов. По материалам этой экспедиции появилась статья E. Melin (1924), в которой опубликовано 13 видов сфагновых мхов, а тремя годами позже вышла работа

H. Moeller (1927), содержащая 96 видов листостебельных мхов, более половины из которых были указаны для Камчатки впервые. Спустя многие годы H. Persson (1970) провел ревизию видов, опубликованных Moeller, а также обработал коллекцию мхов, собранную R. Malaise на Камчатке позднее. В результате Persson (1970) выявил 26 видов листостебельных мхов, ранее неизвестных для Камчатки, а 4 вида исключил как ошибочно указанные. По материалам Камчатской экспедиции 1908—1909 гг. Л. И. Савич (1932) опубликовала «Флору торфяных мхов Камчатки», в которой подробно рассматривается 27 видов сфагновых мхов. В другой работе (Савич, 1934) дана монографическая обработка 5 семейств листостебельных мхов, содержащих 24 вида. В 1990-е годы появилось несколько публикаций (Боч, Кузьмина. 1991; Вьюнова, 1991; Чернядьева, 1995, и др.), значительно дополнивших сведения о видовом составе мхов этого региона. Так, в статье Г. В. Вьюновой (1991) из 106 видов 34 ранее не приводились для Камчатки, а в работе И. В. Чернядьевой (1995) из 173 видов 53 указаны для Камчатки впервые. В настоящее время по публикациям для полуострова известно свыше 270 видов листостебельных мхов.

В основу нашей работы положены материалы, собранные авторами, а также небольшие сборы Л. А. Медведевой и единичные образцы, собранные другими коллекторами. Определение выполнено В. Я. Черданцевой.

Пункты сбора материала, даты сбора, коллекторы.

1 — 56° 33′ с. ш., 161° 15′ в. д., 500—800 м над ур. м., южный склон вулкана Шивелуч. 17—21 VII 1995. С. В. Осипов.

2 — 56° 25′ с. ш., 161° 15′ в. д., 50 м над ур. м., у дороги Ключи—Усть-Камчатск. 16 VII 1979, В. Я. Черданцева.

3 — 56° 20′ с. ш., 160° 50′ в. д., 10—100 м над ур. м., окр. пос. Ключи, 15—18 VII 1979, В. Я. Черданцева.

4 — 56° 03′ с. ш., 159° 51′ в. д., 50 м над ур. м., окр. пос. Козыревск, 21—22 VII 1979. В. Я. Черданцева; 22 IX 1979, А. П. Левус.

5 — 56° 02′ с. ш., 159° 02′ в. д., 300 м над ур. м., окрестности источника «47-й км», 25 VII 1979, В. Я. Черданцева.

6 — 56° 02′ с. ш., 160° 00′ в. д., 150 м над ур. м., шлейф западного склона Ключевской группы вулканов, 22 VII 1995, С. В. Осипов.

7 — 55° 57′ с. ш., 159° 46′ в. д., 50 м над ур. м., в 15 км к югу от пос. Козыревск, 23 VII 1979, В. Я. Черданцева.

8 — 55° 56′ с. ш., 158° 41′ в. д., окр. пос. Эссо, 27—29 VII 1979, В. Я. Черданцева (*8а* — 700—1600 м над ур. м., северо-западный склон Козыревского хребта; *8б* — 450—550 м над ур. м., долина у впадения р. Уксичан в р. Быстрая).

9 — 55° 46′ с. ш., 160° 15′ в. д., 1000—1050 м над ур. м., южный склон вулкана Толбачинская сопка, 10—13 VII 1995, С. В. Осипов.

10 — 55° 41′ с. ш., 160° 14′ в. д., 1000 м над ур. м., южный склон вулкана Толбачинская сопка, склоны и подножие вулканических конусов «северного прорыва» извержения 1975 г., 11 VII 1995, С. В. Осипов.

11 — 53° 17′ с. ш., 158° 14′ в. д., 50—100 м над ур. м., окр. пос. Коряки, 4 VIII 1979, В. Я. Черданцева.

12 — 53° 15′ с. ш., 158° 44′ в. д., подножие вулканов Корякская сопка и Авачинская сопка, 26 VII 1985, В. Я. Черданцева.

13 — 53° 11′ с. ш., 158° 23′ в. д., 15—100 м над ур. м., окр. г. Елизово, 12 VI 1958, 28 VI 1960, К. Д. Степанова; 12 VII 1979, В. Я. Черданцева.

14 — 53° 05′ с. ш., 158° 41′ в. д., 200 м над ур. м., окр. г. Петропавловск-Камчатский, берег Синичкиного озера, 30 VII 1995, С. В. Осипов.

15 — 52° 58′ с. ш., 158°15′ в. д., 15—50 м над ур. м., окр. с. Паратунка, 3 VIII 1979, В. Я. Черданцева.

16 — 52° 58′ с. ш., 158° 49′ в. д., 5 м над ур. м., окр. г. Петропавловск-Камчатский, останец у Халактырского пляжа, 30 VII 1995, С. В. Осипов.

17 — 52° 49′ с. ш., 156° 12′ в. д., 5—50 м над ур. м., окр. пос. Усть-Большерецк, 7—8 VIII 1979. Л. А. Медведева.

18 — 52° 44′ с. ш., 158° 11′ в. д., 150 м над ур. м., долина р. Паратунка, 27 VII 1995, С. В. Осипов.

19 — 52° 39′ с. ш., 158° 15′ в. д., 300 м над ур. м., верховья р. Вилюча, у водопада в окр. пос. Родниковый, 29 VII 1995, С. В. Осипов.

20 — 52° 35′ с. ш., 158° 00′ в. д., 1100 м над ур. м., кальдера вулкана Горелый, 28 VII 1995, С. В. Осипов.

21 — 52° 30′ с. ш., 158° 10′ в. д., 1000 м над ур. м., окр. пос. Мутновский, 27—28 VII 1995, С. В. Осипов.

Далее приведен систематический список, включающий в себя 106 видов, относящихся к 70 родам и 30 семействам. 16 видов для п-ова Камчатка указываются впервые (отмечены звездочкой). Цифрами указаны пункты сбора.

Sphagnaceae

Sphagnum compactum DC. ***8a:*** на сыром лугу.

S. girgensohnii Russ. ***8a:*** на почве в лиственничнике, каменноберезнике и кедровостланичнике; ***8б:*** на почве в кедровостланичнике в долине реки; ***9:*** на сырой скале у ручья.

S. squarrosum Crome. ***8a:*** в сухом русле ручья.

S. warnstorfii Russ. ***8a:*** на лугу.

Andreaeaceae

Andreaea nivalis Hook. ***20:*** на вулканической лаве.

A. rupestris Hedw. ***8a:*** на камне среди каменистой россыпи, на скале в каменноберезнике.

Tetraphidaceae

Tetraphis pellucida Hedw. ***7:*** на гнилой древесине в зеленомошном ельнике; ***8a:*** на гнилой древесине в каменноберезнике.

Polytrichaceae

Bartramiopsis lescurii (James) Kindb. ***19:*** на задернованном участке скалы.

Oligotrichum hercynicum (Hedw.) DC. in Lam. et DC. ***8a:*** на камне на вершине горы; ***17:*** на обочине дороги; ***21:*** на песке у реки.

O. parallelum (Mitt.) Kindb. ***19:*** на задернованном участке скалы.

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. ***1:*** на камне на берегу озера и на песчано-пылеватых отложениях среди вулканической пустыни; ***17:*** на почве в сырой тундре; ***20:*** на почве в мохово-травяно-кустарничковой тундре.

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. ***3:*** на обочине лесной дороги; ***11:*** на почве; ***13:*** на почве; ***15:*** на сыром лугу, на обочине дороги, на вспаханной почве в питомнике; ***17:*** на почве в сырой тундре.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. ***1:*** на почве в травяно-кустарничковом каменноберезнике; ***3:*** на почве в ольховнике; ***4:*** на гнилой валежине в зеленомошном ельнике; ***6:*** на сыром камне и на почве у ручья в лесу; ***7:*** на скале в ельнике; ***8a:*** на задернованном участке скалы в каменноберезнике, на почве в кедровостланичнике, на лугу; ***16:*** на задернованном участке скалы; ***17:*** на почве у реки; ***19:*** на задернованном участке скалы.

Polytrichum commune Hedw. ***5:*** на почве в редкостойном лиственничнике; ***7:*** на почве в зеленомошном ельнике.

P. juniperinum Hedw. ***2:*** на гнилой валежине в лиственничнике; ***3:*** на обочине дороги и на почве в разнотравном каменноберезнике; ***4:*** на почве в травяном лиственничнике; ***10:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни.

P. longisetum Sw. ex Brid. ***13:*** на почве.

P. piliferum Hedw. ***1:*** на песчано-пылеватых отложениях и на камне среди вулканической пустыни; ***4:*** на обнаженной почве в березняке; ***5:*** на камне в лиственничнике; ***8a:*** среди камней на вершине горы; ***9:*** на вулканической бомбе диаметром 6 м и в сырой ложбине среди вулканической пустыни; ***10:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни; ***14:*** на камне у озера; ***20:*** на камне среди вулканической пустыни, на почве в мохово-травяно-кустарничковой тундре; ***21:*** на почве в каменистой моховой тундре.

P. sexangulare Brid. ***9:*** на сырой скале у ручья; ***21:*** на почве в каменистой моховой тундре.

Ditrichaceae

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. ***1:*** на песчано-пылеватых отложениях и на камне среди вулканической пустыни; ***6:*** на почве и на сыром камне у ручья в лесу; ***8а:*** на стволе *Pinus pumila* в кедровостланичнике; ***8б:*** на почве в лиственничнике; ***9:*** на вулканической бомбе диаметром 6 м и на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни; ***10:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни; ***21:*** на почве в сырой моховой тундре, на камне и на песке у реки.

Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G. ***8а:*** на камне среди каменистой россыпи; ***9:*** на сырой скале у ручья, на вулканической бомбе диаметром 6 м среди вулканической пустыни.

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. ***6:*** на почве у ручья в лесу.

Bryoxiphiaceae

Bryoxiphium norvegicum (Brid.) Mitt. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу.

Dicranaceae

Arctoa fulvella (Dicks.) B. S. G. ***8а:*** на камне среди каменистой россыпи; ***21:*** на почве в каменистой моховой тундре и в сырой моховой тундре.

Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. ***8а:*** на задернованном участке скалы.

Dicranella palustris (Dicks.) Crundw. ***21:*** на почве в сырой моховой тундре.

* *Dicranodontium denudatum* (Brid.) Britt. ***8а:*** на задернованном участке скалы в кедровостланичнике.

Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb. ***8а:*** на камне на вершине горы.

Dicranum angustum Lindb. ***8а:*** на лугу, на почве в кедровостланичнике.

D. bergeri Blandow. ***8а:*** на лугу.

D. congestum Brid. ***1:*** на сырых песчано-глинистых отложениях среди вулканической пустыни.

D. elongatum Schleich. ex Schwaegr. ***9:*** в сырой наскальной тундре у ручья.

D. majus Sm. ***1:*** на почве в травяно-кустарничковом каменноберезнике.

D. scoparium Hedw. ***19:*** на задернованном участке скалы.

Kiaeria starkei (Web. et Mohr) Hag. ***21:*** на почве в сырой моховой тундре.

Oncophorus wahlenbergii Brid. ***6:*** на ошкуренном бревне и на почве у ручья в лесу.

* *Rhabdoweisia crispata* (Dicks.) Lindb. ***8а:*** на задернованном участке скалы в каменноберезнике.

Schistostegaceae

Schistostega pennata Hedw. ***8а:*** на задернованном участке скалы в каменноберезнике.

Fissidentaceae

Fissidens bryoides Hedw. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу.

Encalyptaceae

* *Encalypta ciliata* Hedw. ***8а:*** на задернованном участке скалы в каменноберезнике.

* *E. rhaptocarpa* Schwaegr. ***9:*** на почве в травяно-кустарничковой тундре, на вулканической бомбе диаметром 6 м среди вулканической пустыни.

Pottiaceae

Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) Chen. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу, ***8б:*** на лугу; ***16:*** на скале.

Oxystegus tenuirostris (Hook. et Tayl.) A. J. E. Smith. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу.

Tortella fragilis (Hook. et Wilson) Limpr. ***12:*** на почве в кустарничковой тундре.

* *Tortula mucronifolia* Schwaegr. ***8б:*** на лугу.

T. ruralis (Hedw.) Gaertn. et al. ***8a:*** на почве среди камней на вершине горы; ***13:*** на почве в кустарничковой тундре.

Grimmiaceae

Racomitrium canescens (Hedw.) Brid. ***1:*** на песчано-пылеватых отложениях среди вулканической пустыни; ***8a:*** на задернованном камне на вершине горы; ***9:*** в сырой наскальной тундре у ручья, в сырой ложбине и на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни; ***10:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни.

R. fasciculare (Hedw.) Brid. ***14:*** на камне у озера.

R. lanuginosum (Hedw.) Brid. ***8a:*** на лугу, на камне среди каменистой россыпи; ***9, 10:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни.

Schistidium apocarpum (Hedw.) B. S. G. ***8a:*** на задернованном участке скалы в каменноберезнике.

Funariaceae

Funaria hygrometrica Hedw. ***8б:*** на почве в долине реки.

Splachnaceae

* *Tetraplodon urceolatus* (Hedw.) B. S. G. ***8a:*** на почве среди каменистой россыпи.

Bryaceae

Bryum capillare Hedw. ***9:*** на сырой скале у ручья.

B. palescens Schleich. ex Schwaegr. ***9:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу.

Pohlia andrewsii Schaw. ***10:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни.

P. cruda (Hedw.) Lindb. ***1:*** на песчано-пылеватых отложениях среди вулканической пустыни; ***6:*** на сыром камне и на почве у ручья в лесу; ***8б:*** на лугу в долине реки; ***9:*** на сырой скале у ручья; ***19:*** на задернованном участке скалы.

P. longicollis (Hedw.) Lindb. ***8a:*** на камне среди каменистой россыпи, на задернованном участке скалы в каменноберезнике; ***9:*** на сырой скале у ручья; ***10:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни.

P. nutans (Hedw.) Lindb. ***1:*** на песчано-пылеватых отложениях среди вулканической пустыни; ***8б:*** на почве в лиственничнике; ***10:*** на песчано-каменистых отложениях среди вулканической пустыни.

P. wahlenbergii (Webr. et Mohr) Andrews. ***21:*** на камне у реки, на почве в сырой моховой тундре.

Mniaceae

* *Mnium marginatum* (Dicks.) P. Beauv. ***6:*** на сыром камне и на почве у ручья в лесу.

Plagiomnium acutum (Lindb.) T. Kop. ***3:*** на почве в белоберезнике; ***8б:*** на лугу; ***11:*** на почве в ивняке, на обнаженной почве на склоне к реке; ***13:*** на задернованном участке скалы.

P. cuspidatum (Hedw.) T. Kop. ***2:*** на почве в ивняке, на комле *Betula platyphylla* в лиственничнике.

P. ellipticum (Brid.) T. Kop. ***5:*** на почве в сыром лиственничнике; ***8б:*** на заболоченном берегу ручья.

P. medium (B. S. G.) T. Kop. var. *medium.* ***13:*** на берегу ручья.

P. medium var. *curvatulum* (Lindb.) T. Kop. ***8а:*** в сухом русле ручья.

Rhizomnium nudum (Britt. et Williams) T. Kop. ***19:*** на камне в зарослях ольховника.

* *Trachycystis flagellaris* (Sull. et Lesq.) Lindb. ***16:*** на задернованном участке скалы.

Aulacomniaceae

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. ***8а:*** в русле ручья.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. ***8а:*** на сыром лугу, на скале на вершине горы; ***20:*** на почве в мохово-травяно-кустарничковой тундре.

Meesiaceae

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. ***5:*** на почве в сыром багульниковом лиственничнике; ***13:*** на сфагновом болоте.

Bartramiaceae

Bartramia ithyphylla Brid. ***8а:*** на задернованном участке скалы в каменноберезнике.

B. pomiformis Hedw. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу; ***8а:*** на задернованном участке скалы в каменноберезнике; ***11:*** на почве; ***18:*** на скале.

Philonotis caespitosa Jur. Schimp. ***21:*** на почве в сырой моховой тундре.

Orthotrichaceae

* *Amphidium lapponicum* (Hedw.) Schimp. ***8а:*** на задернованном участке скалы в каменноберезнике; ***9:*** на сырой скале у ручья.

Orthotrichum obtusifolium Brid. ***4:*** на нижней части ствола *Populus tremula* в березняке; ***6:*** на ошкуренном бревне у ручья в лесу; ***8б:*** на нижней части ствола *Populus suaveolens* в тополевнике.

* *O. pylaisii* Brid. ***8б:*** на нижней части ствола *Salix* sp. в ивняке.

O. sordidum Sull. et Lesq. ***2:*** на нижней части ствола *Betula* sp. в березняке; ***3:*** на сухостойном стволе *Betula ermanii* в каменноберезнике; ***5:*** на сухостойном стволе *Betula* sp. в лиственничнике, на нижней части ствола *Chosenia arbutifolia* в пойме; ***8б:*** на нижней части ствола *Populus suaveolens* в тополевнике; ***11:*** на нижней части ствола *Salix* sp. в ивняке.

Climaciaceae

Climacium dendroides (Hedw.) Webr. et Mohr. ***6:*** на почве у ручья в лесу; ***8б:*** на лугу в долине реки; ***9:*** на почве в травяно-кустарничковой тундре.

Theliaceae

* *Myurella tenerrima* (Brid.) Lindb. ***9:*** на сырой скале у ручья.

Leskeaceae

Leskea polycarpa Hedw. ***21:*** на камне у реки.

Leskeella nervosa (Brid.) Loeske. ***15:*** на нижней части ствола *Alnus hirsuta* в пойме.

Thuidiaceae

Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch. ***8б:*** на лугу в долине реки.

Heterocladium dimorphum (Brid.) B. S. G. ***8а:*** на лугу.

Amblystegiaceae

Amblystegium serpens (Hedw.) B. S. G. ***8б:*** на нижней части ствола *Populus suaveolens* в тополевнике.

Calliergon stramineum (Mitt.) Kindb. ***8а:*** на сыром лугу; ***8б:*** на песке у реки.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. ***21:*** на почве в сырой моховой тундре.

* *Hygroamblystegium tenax* (Hedw.) Jenn. ***8а:*** на камне в сухом русле ручья.

Hygrohypnum ochraceum (Turn. ex Wils.) Loeske. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу; ***21:*** на мелкоземисто-каменистых отложениях у ручья.

Loeskypnum badium (Hartm.) Paul. ***8а:*** на сыром лугу.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske. ***1:*** на песчано-пылеватых отложениях среди вулканической пустыни; ***6:*** на почве и на сыром камне, на ошкуренном бревне у ручья в лесу, на комле *Alnus hirsuta* у ручья; ***8а:*** на комле *Betula ermanii* в каменноберезнике, на задернованном камне на вершине горы; ***8б:*** на лугу в долине реки; ***9:*** на сырой скале у ручья; ***21:*** на почве в сырой моховой тундре.

Brachytheciaceae

* *Brachythecium albicans* (Hedw.) B. S. G. ***8б:*** на комле *Populus suaveolens* в тополевнике.

* *B. plumosum* (Hedw.) B. S. G. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу.

B. reflexum (Starke) B. S. G. ***12:*** на почве в тундре и в зарослях ольховника, на лугу; ***16:*** на скале; ***19:*** на камне в зарослях ольховника.

B. starkei (Brid.) B. S. G. ***8а:*** на почве в кедровостланичнике; ***19:*** на камне в зарослях ольховника.

Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn. ***6:*** на почве у ручья в лесу.

Plagiotheciaceae

Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats. ***6:*** на сыром камне у ручья в лесу; ***8б:*** на лугу в долине реки; ***9:*** на сырой скале у ручья.

P. denticulatum (Hedw.) Schimp. in B. S. G. ***8а:*** на задернованном участке скалы; ***19:*** на скале.

Hypnaceae

Herzogiella adscendens (Hedw.) Iwats. et Schof. ***19:*** на скале.

* *Hypnum bambergeri* Schimp. ***8а:*** на задернованном камне среди каменистой россыпи.

H. hamulosum B. S. G. ***19:*** на скале.

* *Isopterygiopsis mulleriana* (Schimp.) Iwats. ***9:*** на сырой скале у ручья.

Pylaisiella polyantha (Hedw.) Grout. ***13:*** на комле *Betula* sp. в березняке.

Hylocomiaceae

Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) Fleisch. ***8а:*** на разнотравном лугу.

Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. var. *splendens*. ***8б:*** на лугу в долине реки.

H. splendens var. *obtusifolium* (Geh.) Par. ***8а:*** на задернованном камне среди каменистой россыпи.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. ***8б:*** на лугу в долине реки.

Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst. ***8б:*** на сыром лугу в долине реки.

Rhytidiaceae

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. ***8а:*** на каменистой почве на лугу.

Авторы благодарны С. Ю. Гришину за содействие в проведении полевых исследований в 1995 г.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-05-64967).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Кузьмина Е. О. О сфагновых мхах полуострова Камчатка // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Львов, 1991. С. 35—38.

Вьюнова Г. В. Материалы к бриофлоре Камчатки (зеленые мхи) // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Львов, 1991. С. 47—51.

Савич Л. И. Флора торфяных мхов Камчатки // Изв. Бот. сада АН СССР. 1932. Т. 30. Вып. 3—4. С. 415—488.

Савич Л. И. К флоре мхов Камчатки // Споровые растения. Тр. БИН АН СССР. 1934. Сер. 2. Вып. 2. С. 257—296.

Чернядьева И. В. К флоре листостебельных мхов полуострова Камчатка // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 61—74.

Melin E. Some information to the *Sphagnum* flora of Kamchatka; results of the Swedish Kamchatka expedition. 1920—1922 // Bryologist. 1924. Vol. 17. N 6. P. 88—90.

Moeller H. Die Laubmoose Kamtschatkas // Hedwigia. 1927. Bd 67. N 1/27. S. 86—98.

Persson H. Contribution to the bryoflora of Kamchatka // Rev. bryol. et lichenol. 1970. Vol. 37. N 2. P. 209—221.

Wahlenberg G. Kamtschadalische Laub- und Lebermoose, gesammelt auf der russischen Entdeckungsreise von dem Herrn Hofrath Tilesius // Magazin fuer die neuesten Entdeckungen in der gesammten Naturkunde. Berlin, 1811. N 5. S. 289—297.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 9 VII 1997

SUMMARY

The checklist of the mosses from different regions of Kamchatka peninsula includes 106 species of which 16 species are new for Kamchatka.

УДК 582.32(470.325)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 7

© **Н. Н. Попова**

МОХООБРАЗНЫЕ (*BRYOPHYTA*) БЕЛГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

N. N. POPOVA. *BRYOPHYTA* OF BELGOROD REGION

В результате проведенных исследований с учетом литературных и гербарных материалов составлен список мохообразных Белгородской обл., включающий в себя 156 видов и 6 разновидностей. Для каждого вида указана частота встречаемости, распространение редких видов проиллюстрировано картой-схемой.

По характеру растительного покрова и ландшафтным особенностям на территории Белгородской обл. довольно четко обособляются: западная часть (Суджанский физико-географический район типичной лесостепи), занимающая пологие склоны Среднерусской возвышенности; обширная восточная часть (Осколо-Донецкий район типичной лесостепи) и крайний юго-восток, где проходит рубеж между лесостепью и степной зоной (Физико-географическое районирование..., 1961).

Для ботаника Белгородская обл. представляет особый интерес, поскольку бассейны рек Северский Донец и Оскол издавна известны в литературе как Поосколький реликтовый район. Специфика карбонатного субстрата, широко распространенного в данном районе, именуемом из-за обилия меловых обнажений Среднерусским Белогорьем, а также исторические причины обусловили существование здесь своеобразных растительных группировок — кальцефитно-петрофитных низкоосоково-проломниковых степей, тимьянников, иссопников, полынников, меловых боров с участием среднерусских эндемиков и «классических реликтов». Зональный степной тип растительности — разнотравно-злаковые луговые и типчаково-ковыльные степи — сохранился лишь фрагментарно в охраняемых урочищах («Ямская степь» Центральночерноземного заповедника и «Вейделевская степь»). Достаточно велики в Белгородской обл. площади водораздельных и нагорных дубрав, причем весьма высокого бонитета, богатого видового состава и сложной структуры (заповедник «Лес на Ворскле», Бекарюковский бор, урочище «Стенки-Изгорье» и др.). Надпойменные террасы рек заняты искусственными сосняками; следы коренных песчаных боров уцелели лишь в верхнем течении р. Северский Донец и в области верхних левых притоков р. Оскол. В поймах рек представлены ольшаники, осинники, ивняки, луговые сообщества, однако площади их невелики. Заболоченность территории составляет десятые доли процента. Болота преимущественно низинного типа — тростниково-камышовые и осоковые. Сфагновые болота крайне редки и встречаются лишь на юго-западе области в долине р. Ворсклы.

До недавнего времени Белгородская обл. оставалась одной из наименее изученных в бриологическом отношении областей Центрального Черноземья. В литературе имелись лишь разрозненные сведения о мхах некоторых лесных и болотных ценозов, причем материалы эти носили попутный характер, не претендовали на полноту, а зачастую и точность определений.

Наибольший интерес представляет работа И. О. Калениченко (Kaleniczenko, 1849), в которой для реликтового мелового бора близ с. Бекарюковки (ныне с. Маломихайловка) приводится 31 вид мохообразных. Список отличается большой оригинальностью: достаточно сказать, что 15 видов пока в Белгородской обл. повторно не найдено; в то же время ряд тривиальных видов в нем отсутствует. Вполне вероятно, что за 150 лет экологическая обстановка в меловых борах сильно изменилась, но все же нахождение на карбонатных почвах *Buxbaumia aphylla, Ptilidum ciliare, Scapania curta, Schistostega pennata, Racomitrium canescens, Campylopus flexuosus* достаточно проблематично. При посещении того же бора в начале XX в. В. Н. Сукачев (1906) указывает только 7 видов напочвенного покрова (*Hylocomium splendens, Ptilium crista-castrensis, Dicranum polysetum, Pleurozium schreberi, Abietinella abietina, Rhytidiadelphus triquetrus, Thuidium tamariscinum* и др.; последний вид ранее понимался весьма широко и, видимо, относится или к *T. philibertii*, или к *T. recognitum*). Характеризуя моховой покров растительных ассоциаций того же бора, Н. А. Коновалов (1929) помимо указанных видов отмечает еще *Plagiomnium cuspidatum, Brachythecium salebrosum*; в более поздней работе Сукачев (1939) подчеркивает, что моховой покров сильно деградирован и сохранился лишь на северных невыпасаемых склонах.

Для островных дубовых лесов в окр. населенного пункта Валуйки Г. Э. Гроссет (1928) перечисляет и некоторые довольно обычные лесные мхи — *Rhytidiadelphus triquetrus, Dicranum polysetum, Atrichum undulatum, Climacium dendroides*. Список 17 видов мхов помещен в статье Л. Д. Максимова (1939), в которой описываются основные типы леса заповедника «Лес на Ворскле». Однако, как подчеркивает сам

автор, сборы не носили систематического характера; из относительно редких перечислены *Amblystegium varium, Anomodon attenuatus, A. longifolius, Leucodon sciuroides, Thuidium philibertii.*

Эдификаторные виды мхов болотных сообществ приводятся в некоторых геоботанических публикациях. Впервые описав в 1902 г. единственное в области клюквенное болото в окр. с. Грайворона, Сукачев (1903, 1906) отметил лишь наличие сфагновой сплавины, не указав видового состава. В настоящее время сплавина болота Моховатое, как его называют местные жители, практически полностью выработана. Для Хотмыжских болот, расположенных неподалеку в долине р. Ворсклы, Сукачев (1903) отмечает *Phytidiadelphus triquetrus, Dicranum polysetum, Polytrichum* sp., *Sphagnum* sp., а для болот долины р. Северский Донец — *Drepanocladus aduncus, Marchantia polymorpha, Calliergonella cuspidata.* Сложнее воспользоваться материалами Н. И. Пьявченко (1958), поскольку он приводит мхи, характерные для той или иной ассоциации, а затем указывает, в каких областях подобные сообщества встречаются. На болотах долины р. Ворсклы и р. Северский Донец им указаны *Sphagnum obtusum, S. girgensohnii, S. palustre, S. squarrosum, S. teres, S. subsecundum, S. flexuosum.*

Таким образом, по литературным источникам до наших исследований в бриофлоре Белгородской обл. было известно около 50 видов мохообразных. К сожалению, гербарных материалов, документирующих вышеприведенные сведения, крайне мало. Имеются единичные сборы С. В. Голицына (1961—1963 гг.) с болот (вероятно, те же Хотмыжские) из окр. с. Новоборисовки (гербарии заповедника «Галичья гора» и Воронежского государственного университета) и П. Горницкого (1859 г.) из окр. г. Новый Оскол (Краеведческий музей, г. Курск).

Планомерные исследования Белгородской обл. проводились нами в 1990—1996 гг. Всего обследовано около 60 географических пунктов.

Ниже приводится перечень лишь тех местонахождений, которые отличаются наиболее богатой и интересной бриофлорой (см. рисунок):

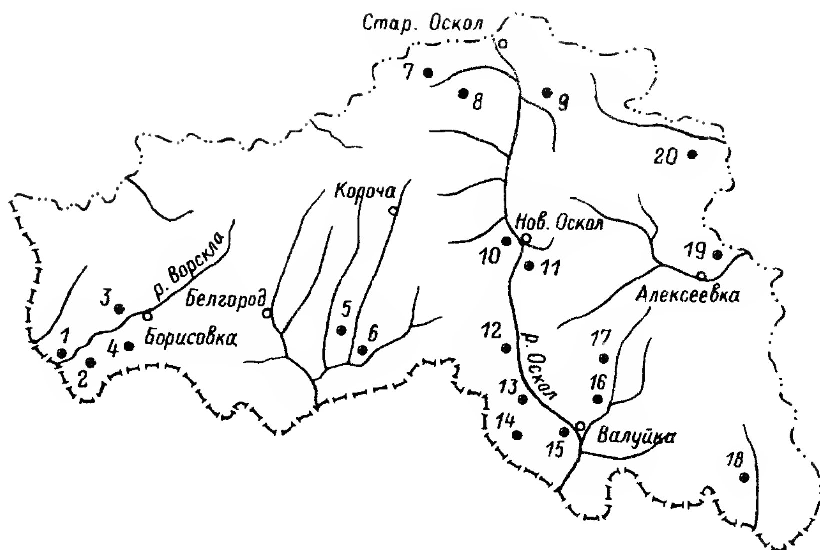
1 — болото Моховое, *1** — окр. с. Грайворона («звездочки» использованы для обозначения близко расположенных урочищ); *2* — Хотмыжские болота в окр. с. Головчино Грайворонского р-на; *3* — заповедник «Лес на Ворскле»; *4* — урочище (далее ур.) Астрасьевы Яры Борисовского р-на; *5* — окр. с. Дмитриевка; *6* — Бекарюковский бор в окр. с. Маломихайловка Шебекинского р-на; *7* — ур. Лысые Горы Центральночерноземного заповедника в окр. г. Губкина, *7** — окр. хутора Веселый Губкинского р-на; *8* — ур. Ямская степь Центральночерноземного заповедника; *9* — ур. Городище Шаталовского лесничества Старооскольского р-на; *10* — окр. с. Ниновка; *11* — ур. Стенки-Изгорье Центральночерноземного заповедника в окр. с. Песчаное, *11** — окр. с. Беломестное Новооскольского р-на; *12* — окр. с. Нижние Лубянки, *12** — ур. Свяченая Гора Волоконовского р-на; *13* — ур. Городище в окр. с. Коноплянoвка; *14* — ур. Борки-Петровские в окр. с. Борки; *15* — ур. Меловище в окр. с. Лавы; *16* — окр. с. Рождествено; *17* — ур. Жиров Лог в окр. с. Касеновка, *17** — окр. с. Мандрово Валуйского р-на; *18* — окр. с. Ровеньки; *19* — Городищенское лесничество в окр. г. Алексеевка, *19** — окр. с. Ближнее Чесночное Алексеевского р-на; *20* — ур. Большой Лог в окр. с. Свистовка Краснинского р-на.

В списке мохообразных Белгородской обл., включающем в себя 156 видов и 6 разновидностей, объем, расположение и номенклатура таксонов даны в соответствии со списками антоцеротовых, печеночников и мхов территории бывшего СССР (Игнатов, Афонина, 1992; Константинова и др., 1992). Для каждого вида указана частота встречаемости: rr — очень редко, r — редко, p — местами, fq — часто, fqq — очень часто; для редких и интересных видов отмечены конкретные местонахождения (см. рисунок). Ссылки на литературный источник даны только для видов, отсутствующих в собственных сборах.

Pelliaceae: Pellia endiviifolia (Dicks.) Dum. — rr, *15; P. epiphylla* (L.) Corda — r, *11, 14.*

Jungermanniaceae: Leiocolea badensis (Gott. ex Rabenh.) Joerg. — rr, *13; Solenostoma pusillum* (C. Jens.) Steph. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6; Tritomaria quinqiedentata* (Huds.) Buch (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6.*

Scapaniaceae: Scapania curta (Mart.) Dum. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6; S. umbrosa* (Schrad.) Dum. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6.*



Местонахождения редких и интересных видов мохообразных в Белгородской области.
Объяснения в тексте.

Geocalycaceae: Chiloscyphus polyanthos (L.) Corda — rr, *11; Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. — p; *L. minor* Nees. — p.

Ptilidiaceae: Ptilidium ciliare (L.) Hampe (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6; P. pulcherrimum* (G. Web.) Vain. — rr, *9.*

Porellaceae: Porella arboris-vitae (With.) Grolle (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6; P. platyphylla* (L.) Pfeiff. — rr, *19.*

Radulaceae: Radula complanata (L.) Dum. — p.

Marchantiaceae: Marchantia polymorpha L. — p.

Ricciaceae: Riccia fluitans L. — rr, *11.*

Anthocerotaceae: Anthoceros punctatus L. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6.*

Sphagnaceae: Sphagnum centrale C. Jens. ex H. Arnell et C. Jens. — rr, *1, 2; S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. — rr, *1, 2; S. flexuosum* Dozy et Molk. — rr, *2; S. girgensohnii* Russ. (Пьявченко, 1958) — rr, *2; S. obtusum* Warnst. (Пьявченко, 1958) — rr. *2; S. palustre* L. (Пьявченко, 1958) — rr, *2; S. subsecundum* Nees ex Sturm — rr, *2; S. squarrosum* Crome — r, *1, 2; S. teres* (Schimp.) Aongstr. ex Hartm. — rr, *1, 2.*

Tetraphidaceae: Tetraphis pellucida Hedw. — rr, *3.*

Polytrichaceae: Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv. — fq; *Polytrichum commune* Hedw. (гербарий Горницкого, Курский краевед. музей) — rr, *10; P. juniperinum* Hedw. — fq; *P. longisetum* Sw. ex Brid — rr, *1, 2; P. piliferum* Hedw. — fqq.

Funariaceae: Funaria hygrometrica Hedw. — fqq; *Physcomitrium eurystomum* Sendtn. — p.

Buxbaumiaceae: Buxbaumia aphylla Hedw. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6.*

Encalyptaceae: Encalypta spathulata C. Muell. — rr, *11, 17; E. streptocarpa* Hedw. — rr. *11, 13, 15; E. vulgaris* Hedw. — p.

Pottiaceae: Aloina brevirostris (Hook. et Grev.) Kindb. — rr, *7*; A. rigida* (Hedw.) Limpr. — rr, *12; Astomum crispum* (Hedw.) Hampe — fq; *Barbula convoluta* Hedw. — rr, *11*; B. unguiculata* Hedw. — fqq; *Bryoerytrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen — r, *6, 11, 14; Didymodon fallax* (Hedw.) Zander — p; *D. rigidulus* Hedw. — fq; *D. vinealis* (Brid.) Zander — p; *Phascum cuspidatum* Hedw. var. *cuspidatum* — p; *P. cuspidatum* var. *piliferum* (Hedw.) Amann — r, *16; Pottia truncata* (Hedw.) Fuernr. — p; *Pterygoneurum ovatum* (Hedw.) Dix — r, *4, 12, 14; P. subsessile* (Brid.) Jur. — rr,

4; *Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr. — rr, *20; Tortula calcicolens* Kramer — fq; *T. caninervis* (Mitt.) Broth. — rr, *7; T. mucronifolia* Schwaegr. — rr, *3, 13; T. muralis* Hedw. var. *muralis* — r, *16; T. muralis* var. *aestiva* Hedw. — r, *6; T. ruralis* (Hedw.) Gaertn. et al. — fqq; *T. subulata* Hedw. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6; Trichostomum crispulum* Bruch in F. Muell. — r, *13, 16, 17; Weissia brachycarpa* (Nees et Hornsch. in Nees et al.) Jur. — rr, *11.*

Grimmiaceae: Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — rr, *10; Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6.*

Seligeriaceae: Seligeria calcarea (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — r, *6, 12*, 14, 15.*

Fissidentaceae: Fissidens bryoides Hedw. — p; *F. taxifolius* Hedw. — r, *3.*

Orthotrichaceae: Orthotrichum obtusifolium Brid. — r, *6, 11; O. pumilum* Sw. — p; *O. speciosum* Nees in Sturm — p.

Ditrichaceae: Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. — fqq.

Dicranaceae: Campylopus flexuosus (Hedw.) Brid. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6; Dicranodontium denudatum* (Brid.) Britt. in Williams (Kaleniczenko, 1849) — rr. *6; Dicranum polysetum* Sw. — p; *D. scoparium* Hedw. — p; *D. viride* (Sull. et Lesq. in Sull.) Lindb. — r, *7, 10, 17; Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp. — r, *3; D. varia* (Hedw.) Schimp. — fq; *Orthodicranum flagellare* (Hedw.) Loeske — rr, *7; O. montanum* (Hedw.) Loeske — r, *2, 7, 11, 13; O. strictum* (Schleich. ex Mohr) Culm. — rr, *7.*

Schistostegaceae: Schistostega pennata Hedw. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6.*

Bryaceae: Bryum argenteum Hedw. — fqq; *B. caespiticium* Hedw. — fqq; *B. capillare* Hedw. — fq; *B. creberrimum* Tayl. — p; *B. funckii* Schwaegr. — r, *6*, 11, 15; B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al. var. *pseudotriquetrum* — r, *2, 19*; B. pseudotriquetrum* var. *bimum* (Schreb.) Lilj. — r, *8, 14, 18; Pohlia melanodon* (Brid.) Shaw — p; *P. nutans* (Hedw.) Lindb. — p; *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. — rr, *13, 15, 17.*

Mniaceae: Mnium marginatum (Dicks.) Beauv. — r, *13, 17; M. stellare* Hedw. — r, *3, 11, 17; Plagiomnium affine* (Bland.) T. Kop. (Kaleniczenko, 1849) — r, *6; P. cuspidatum* (Hedw.) T. Kop. — fqq; *P. elatum* (Bruch et Schimp. in B. S. G.) T. Kop. — rr, *11; P. ellipticum* (Brid.) T. Kop. — p; *P. medium* (Bruch et Schimp. in B. S. G.) T. Kop. — rr, *9; P. rostratum* (Schrad.) T. Kop. — r, *3, 7; P. undulatum* (Hedw.) T. Kop. — rr, *3*; Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Kop. — r, *3.*

Aulacomniaceae: Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. — rr, *2.*

Timmiaceae: Timmia megapolitana Hedw. var. *bavarica* (Hessl.) Brid. — rr, *13.*

Climaceaceae: Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr. — r, *1, 2, 11.*

Leucodontaceae: Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwaegr. — r, *2, 3, 6, 11.*

Anomodontaceae: Anomodon attenuatus (Hedw.) Hueb. — p; *A. longifolius* (Brid.) Hartm. — p; *A. viticulosus* (Hedw.) Hook. et Tayl. — p.

Neckeraceae: Homalia trichomanoides (Hedw.) Bruch et Schimp. in B. S. G. — r, *11; Neckera crispa* Hedw. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6.*

Leskeaceae: Leskea polycarpa Hedw. — fqq; *Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske — fq.

Thuidiaceae: Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch. — fqq; *Thuidium philibertiii* Limpr. — p; *T. recognitum* (Hedw.) Lindb. (Kaleniczenko, 1849; Сукачев, 1939) — rr, *6.*

Amblystegiaceae: Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp. in B. S. G. var. *serpens* — fqq; *A. serpens* var. *juratzkanum* (Schimp.) Rau et Herv. — p; *A. varium* (Hedw.) Lindb. — r, *11; Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske — p, *1, 2, 11; Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. — r, *2; Campylium calcareum* Crundw. et Nyh. — p; *C. chrysophyllum* (Brid.) J. Lange — p; *C. stellatum* (Hedw.) C. Jens. var. *protensum* (Brid.) Bryhn ex Grout — rr, *15; Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. var. *aduncus* — p; *D. aduncus* var. *kneffii* (Schimp.) Moenk. — r, *1, 2; Leptodictyum humile* (P. Beauv.) Ochyra — p; *L. riparium* (Hedw.) Warnst. — p; *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske — r, *3*, 8, 11.*

Brachytheciaceae: Brachythecium albicans (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — fq; *B. campestre* (C. Muell.) Schimp. in B. S. G. — fqq; *B. glareosum* (Spruce) Schimp. in

B. S. G. — p; *B. mildeanum* (Schimp.) Schimp. ex Milde — p; *B. oedipodium* (Mitt.) Jaeg. — p; *B. populeum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — r, *11; B. reflexum* (Starke in Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G. — p, *3, 8, 19; B. rivulare* Schimp. in B. S. G. — r, *11; B. rutabulum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — p; *B. salebrosum* (Web. et Mohr) Schimp. in B. S. G. — fqq; *B. velutinum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — fqq; *Camptothecium lutescens* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — r, *14, 17, 18; Eurhynchium hians* (Hedw.) Sande Lac. — fqq; *E. praelongum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6; E. pulchellum* (Hedw.) Jenn. — p; *E. striatum* (Hedw.) Schimp. — rr, *7; Isothecium alopecuroides* (Dubois) Isov. — rr, *5.*

Plagiotheciaceae: Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats. — r, *3; P. denticulatum* (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — p; *P. laetum* Schimp. in B. S. G. — fq.

Hypnaceae: Callicladium haldanianum (Grev.) Crum — r, *2, 8, 11; Herzogiella seligeri* (Brid.) Iwats. — rr, *2, 11; Hypnum cupressiforme* Hedw. — p; *H. pallescens* (Hedw.) P. Beauv. — fqq; *H. vaucheri* Lesq. — rr, *11, 20; Platydictya subtilis* Crum — p; *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not (Kaleniczenko, 1849) — rr, *6, 11; Pylaisiella polyantha* (Hedw.) Grout — fqq; *Platygyrium repens* (Brid.) Schimp. in B. S. G. — fqq.

Hylocomiaceae: Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. in B. S. G. — rr, *5; Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. — p; *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. — p.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссет Г. Э. Материалы к изучению лесов Воронежской губернии // Тр. НИИ при Воронеж. ун-те. 1928. № 2. С. 49—126.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1—2. С. 1—87.

Коновалов Н. А. Меловые боры Курской губернии // Очерки по фитоценологии и фитогеографии. М., 1929. С. 329—343.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1—2. С. 88—127.

Максимов Л. Д. Типы леса заповедника «Лес на Ворскле» // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1939. № 28. Вып. 7. С. 17—67.

Пьявченко Н. И. Торфяники Русской лесостепи. М., 1958. 191 с.

Сукачев В. Н. Ботанико-географические исследования в Грайворонском и Обоянском уездах Курской губернии // Тр. о-ва испыт. природы при Харьков. ун-те. 1903. Т. 37. С. 225—237.

Сукачев В. Н. Материалы к изучению болот и торфяников степной области южной России // Изв. СПб. лесн. ин-та. 1906. Вып. 14. С. 167—188.

Сукачев В. Н. Материалы по изучению меловых боров Курской области // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1939. № 28. Вып. 7. С. 68—73.

Физико-географическое районирование Центральных Черноземных областей / Под ред. Ф. Н. Милькова. Воронеж, 1961. 261 с.

Kaleniczenko J. O. Quelques mots sur les Daphnes russes // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1849.

Воронежский государственный университет

Получено 3 XII 1996

SUMMARY

Library materials, herbarium materials and the results of personal investigations of bryoflora in Belgorod region in 1990—1996 were presented. The checklist includes 156 species and 6 varieties. The frequency of each species is also indicated. The location of rare and interesting species is shown on the map.

УДК 581.82 : 581.544 Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 7

© Г. М. Борисовская, М. А. Романова

ФОРМИРОВАНИЕ ДИЦИКЛИЧЕСКОЙ СТЕЛЫ У *PTERIDIUM AQUILINUM* (*DENNSTAEDTIACEAE*)

G. M. BORISOVSKAYA, M. A. ROMANOVA. DIFFERENTIATION OF DICYCLIC STELE IN *PTERIDIUM AQUILINUM* (*DENNSTAEDTIACEAE*)

Изучено формирование дициклической стелы *Pteridium aquilinum*. Апикальная меристема орляка имеет типичную зональность. Она защищена валиком, в котором дифференцируются проводящие ткани. Сходное расположение пучков валика и рахиса доказывает, что валик является зачатком листа. Наружный круг проводящей системы корневища образован пучками листовых следов. Две центральные меристелы, разделенные 2 лакунами, соответствуют диктиостеле. Число лакун определяется филлотаксисом 1/2. В верхушке корневища листовые следы контактируют как с меристелами диктиостелы, так и с листовым следом предыдущего листа. Во взрослом корневище контакты между меристелами наружного круга ведут к изменению числа этих меристел и паренхимных лакун между ними, не приуроченному к зоне узла, т. е. к появлению перфораций, а меристелы наружного и внутреннего кругов приходят в контакт вблизи зоны узла.

Стела *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. отличается от типичной диктиостелы наличием не одного, а двух кругов меристел. Орляк — не единственный папоротник, проводящая система которого представлена несколькими кругами проводящих тканей. Полициклическая стела отмечена A. Tansley (1907, 1908) у папоротников, относящихся к 5 весьма далеким друг от друга семействам: *Mattoniaceae, Dicksoniaceae, Dennstaedtiaceae, Pteridaceae, Cyateaceae,* а также у представителей класса *Marratiopsida.* Tansley (1907), В. Ф. Раздорский (1949), D. Bierhorst (1971), А. Л. Тахтаджян (1978) оценивали полициклию как продвинутый признак, обеспечивающий усиление проводящей функции корневища. Tansley (1907) связывал появление полициклии с увеличением объема апекса и диаметра сердцевины, что способствовало увеличению контакта проводящих и паренхимных тканей. Согласно гипотезе E. Jeffrey (1903), исходный по своему происхождению — наружный круг проводящих тканей, а внутренние меристелы образовались как ответвления меристел наружного круга, компенсируя ослабление проводящей функции корневища выше узла вследствие отхождения листового следа. Эти меристелы внутреннего круга Jeffrey (1903) назвал «компенсаторными меристелами». Мнения о первичности наружного круга проводящих тканей по отношению к внутреннему придерживались также Tansley (1907) и J. Gottlieb (1959), однако они не изучали формирование стелы такого типа. Изучение развития стелы способствует решению вопроса о том, отражает ли полициклическое строение проводящей системы более высокий уровень организации или является лишь диагностическим признаком.

Связь моноциклической диктиостелы со строением апикальной меристемы и развитием листьев показана в ряде работ (Wardlaw, 1944; Мейер, 1958; Ma, Steeves, 1994; Романова, 1997, и др.). Закономерности формирования полициклической диктиостелы не исследованы. Показано (Gottlieb, 1958, 1959; Gottlieb, Steeves, 1965), что в онтогенезе молодого спорофита *Pteridium aquilinum* строение корневища последовательно изменяется, проходя стадии протостелы, сифоностелы, соленостелы, моноциклической диктиостелы. Появление типичной для взрослого корневища орляка дициклической диктиостелы они отмечают после перехода молодого спорофита к плагиотропному росту. Gottlieb и Steeves (1965) связывают появление второго круга меристел с увеличением объема апикальной меристемы и изменением ее зональности, происходящими в онтогенезе спорофита.

Помимо вопроса об образовании двух кругов меристел остается также неясным происхождение так называемых перфораций в наружном круге проводящей системы орляка. Tansley (1907) и другие авторы отмечали, что кроме листовых лакун у некоторых папоротников (например, *Polypodium, Asplenium* и др.) имеются перфорации — паренхимные разрывы в проводящем кольце, не приуроченные к зоне узла.

Каждая особь *Pteridium aquilinum* представляет собой систему сложно разветвленных подземных плагиотропных побегов. Выделяют 3 типа побегов орляка, различающихся морфологически и функционально, — короткие, длинные и промежуточные (Watt, 1940, 1967; Dasanyake, 1960; O'Brien, 1963; Шорина, 1981, и др.). Н. И. Шорина (1981) отмечает, что короткие побеги резко преобладают в количественном отношении и несут 95—100 % всех вай данной особи. Особенность длинных побегов состоит в том, что они не несут листьев и служат для расселения особи. Gottlieb (1958, 1959), Gottlieb и Steeves (1965) выявили, что молодой спорофит до образования 8-го листа обладает ортотропным радиально-симметричным неветвящимся корневищем, и только после первого ветвления его корневища переходят к плагиотропному росту.

По наблюдениям W. Troll (1937), A. Watt (1940), T. O'Brien (1963), каждое из корневищ ежегодно ветвится. Ветвление корневищ *Pteridium aquilinum* рядом авторов (Troll, 1937; Gottlieb, 1958; Bierhorst, 1971; Ogura, 1972) описано как дихотомическое, однако И. Г. Серебряков (1952) и Шорина (1981) считают его боковым. По описаниям Troll (1937) и Шориной (1981), у *Pteridium aquilinum*, как правило, на каждом из коротких корневищ ежегодно имеется по одной фотосинтезирующей вайе. Вайя появляется над поверхностью почвы обычно на 3-й год, а иногда через 4—8 лет после ее заложения (Dasanyake, 1960; O'Brien, 1963; Watt, 1967; Шорина, 1981). За это время несущее вайю корневище может разветвляться 2—3 раза, так что у основания развивающейся «улитки» на корневище всегда имеется некоторый запас апексов и зачатков молодых вай, которые неразличимы морфологически и называются «почками» (Watt, 1967; Шорина, 1981). W. Hagemann (1976) описывает листорасположение как гребенчатое. Филлотаксис орляка — 1/2. Необычно положение улиток молодых вай по отношению к растущей верхушке побега: они завернуты не к апексу корневища, как у большинства папоротников, а в противоположном направлении (Espagnac, 1960; Hagemann, 1976).

Проводящая система взрослых корневищ всех 3 типов представлена меристелами, расположенными в два круга и разделенными двумя параллельными тяжами склеренхимы (Ogura, 1972). 2 более крупные меристелы образуют внутренний круг, а 5—9 более мелких — наружный. Во внутреннем круге с дорсальной стороны находится прямая меристела, а с вентральной — более изогнутая. С дорсальной стороны в наружном круге обычно одна из меристел более крупная, чем остальные. В одном и том же корневище число меристел наружного круга на протяжении междоузлия непостоянно.

Цель настоящей работы — изучить формирование полициклической диктиостелы *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., а также установить, с чем связано образование перфораций в наружном круге проводящих пучков. Нуждается в объяснении установленное H. Espagnac (1960) сходство анатомического строения олиственных и безлистных корневищ орляка. Изучали развитие тканей корневища при их дифференциации из апикальной меристемы и влияние всех образующихся на корневище органов на строение проводящей системы.

Материал и методика

Участки длинных, коротких и промежуточных корневищ *Pteridium aquilinum* собирали в разные сроки вегетационного периода (с мая по сентябрь) на Карельском перешейке.

Для изучения дифференциации тканей в верхушке побега выполняли серии микротомных срезов толщиной 15 мкм. Заключение материала в парафин и окраску гематаксилином по Делафильду и азур-эозином проводили по общепринятым ботаническим методикам (Фурст, 1979). Для изучения строения проводящей системы анализировали тотальные мацерированные препараты корневища.

На основании исследования серий срезов были выполнены объемные схемы строения корневища в зоне узла и в зоне ветвления.

Результаты

Апикальная меристема *Pteridium aquilinum*, так же как и у других папоротников с подземными плагиотропными побегами, занимает погруженное положение. У всех типов корневищ орляка апекс защищен охватывающим верхушку побега валиком (рис. 1). Апикальная меристема несколько смещена на дорсальную сторону корневища и находится на дне образованной валиком воронки. Дополнительно апикальная меристема защищена многоклеточными волосками. Зональность апикальной меристемы орляка (рис. 2) типична для папоротников (Stevenson, 1976). Меристематические зоны различаются формой, размером и направлением делений клеток. В зоне поверхностных инициалей, на продольном срезе, видны 8—12 узких, вытянутых призматических антиклинально делящихся клеток, среди которых выделяется 1 более крупная, чем остальные, инициальная клетка, имеющая форму перевернутого тетраэдра. Под этой зоной находятся 12—15 относительно крупных клеток, составляющих зону подповерхностных инициалей. Зоны поверхностных и подповерхностных инициалей окружены 5—7 слоями более мелких, активно делящихся во всех направлениях клеток чашевидной зоны. Ниже клетки делятся периклинально, приобретают прямоугольную форму и увеличиваются в размерах. Это зона материнских клеток.

На верхушке валика, охватывающего апекс короткого корневища, как и в апикальной меристеме, имеется 1 инициальная клетка. В валике орляка в отличие от чисто паренхимных валиков *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman (Романова, 1997) и других папоротников (White, McAlpine, 1974) дифференцируются проводящие пучки (рис. 3, *а—и*). В основании валика имеется 5—8 пучков, расположенных в форме буквы Ω (рис. 3, *и, к*). В основании валика 150 мкм выс. пучки образованы зрелыми элементами прото- и метаксилемы, флоэмы и окружены эндодермой. Дифференциация прокамбия и проводящих элементов в пучках валика происходит в акропетальном направлении. Быстрее всего созревают проводящие элементы в пучке, находящемся на одной оси с инициальной клеткой и занимающем медианное положение (рис. 3, *ж*). Первые трахеальные элементы протоксилемы различимы в этом пучке на расстоянии примерно 60 мкм от инициальной клетки. Проводящие пучки, дифференцировавшиеся в валике, прослеживаются и ниже него, в самом корневище (рис. 3, *л—п*). Расположение проводящих пучков в валике идентично таковому в нижней части рахиса листа (рис. 3, *з—и*). Поэтому очевидно, что валик — это зачаток листа, охватывающий верхушку побега.

В зоне верхушки корневища степень развития проводящих тканей неодинакова (рис. 3, *л—н*). На одной стороне корневища имеется 5—7 проводящих пучков, окруженных эндодермой и состоящих из зрелых проводящих тканей: это листовые следы, отходящие в валик. На противоположной стороне корневища находятся меристелы, состоящие из прокамбия и дифференцирующихся проводящих элементов, образовавшихся из материнской зоны апекса.

В апексе корневища, напротив пучков валика, различимы 4—5 лопастей прокамбия (рис. 3, *л, м*), находящихся в контакте друг с другом. Дифференциация прокамбия из клеток материнской зоны начинается примерно на 35 мкм ниже зоны поверхностных инициалей. Инициальные клетки трахеальных элементов протоксилемы в прокамбии можно идентифицировать на расстоянии 65 мкм от зоны поверхностных инициалей. Эти клетки узкие, отличаются более мелкими размерами и изначально имеют вытянутую форму. Зрелые трахеиды протоксилемы (с лестничными порами) можно идентифицировать уже через 80 мкм от инициальных клеток ряда протоксилемы. Инициальные клетки метаксилемы выделяются в зоне материнских клеток своими крупными размерами и почти квадратной формой на продольном срезе. Постепенно эти клетки значительно увеличиваются в длину (в 10—12 раз) и почти не разрастаются в ширину. Первые клетки тяжа метаксилемы обособляются примерно на том же уровне, что и протоксилемы, а зрелые лестничные сосуды и трахеиды — на 115 мкм ниже их. Начало дифференциации эндодермы заметно на уровне, где

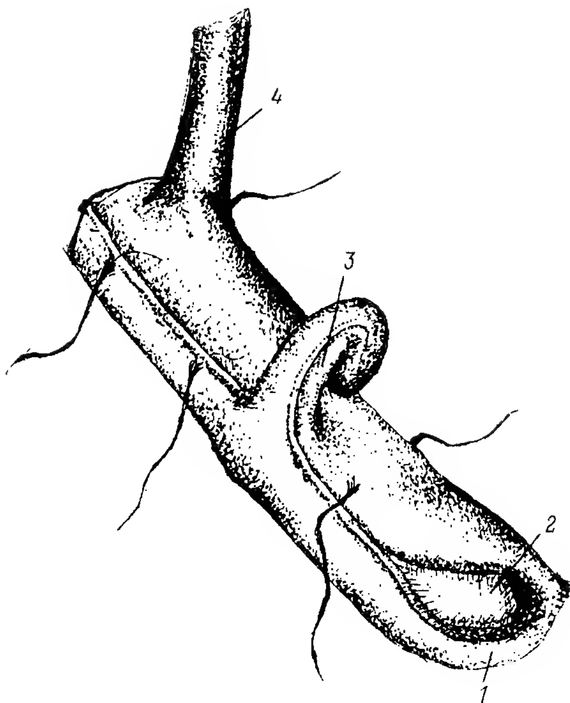


Рис. 1. Схема морфологического строения верхушки корневища *Pteridium aquilinum*.

1 — валик, *2* — анекс корневища, *3* — улиткообразный зачаток листа, *4* — рахис вегетирующего листа.

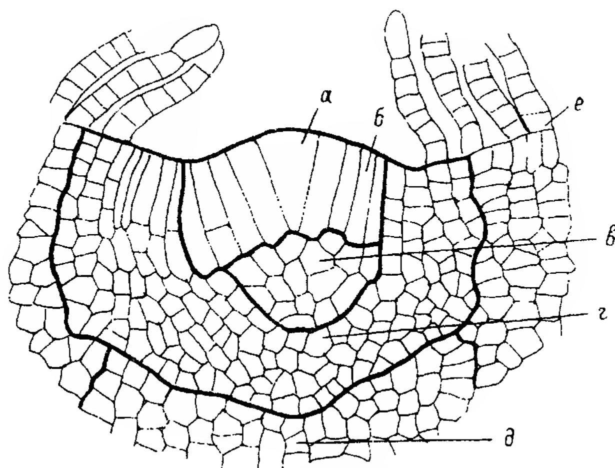


Рис. 2. Апикальная меристема корневища *Pteridium aquilinum* на продольном срезе.

а — апикальная инициальная клетка, *б* — зона поверхностных инициалей, *в* — зона подповерхностных инициале *г* — чашевидная зона, *д* — зона материнских клеток, *е* — волоски. Жирной линией показаны границы меристемат ческих зон.

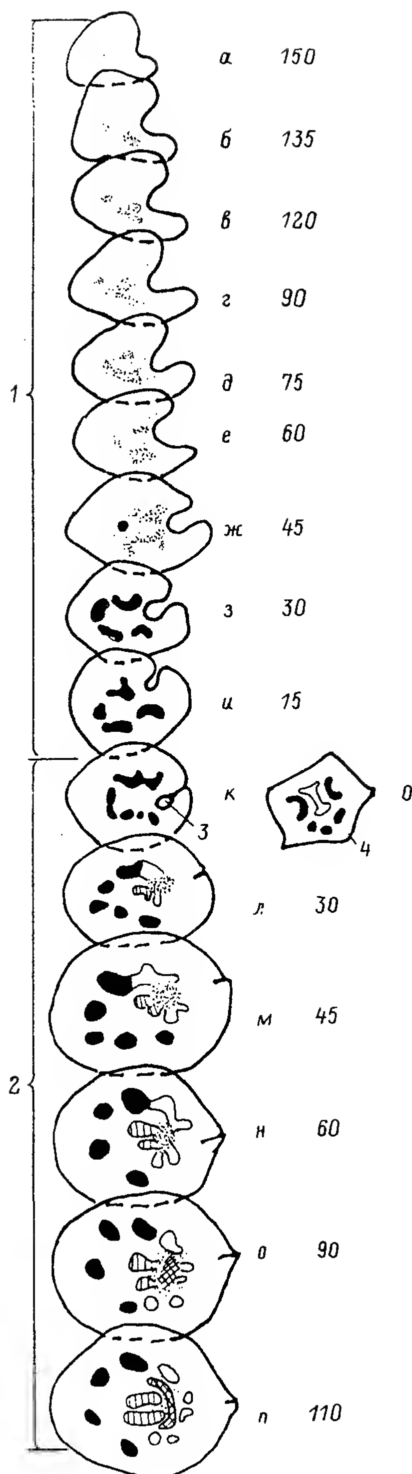


Рис. 3. Схемы поперечных срезов через верхушку корневища *Pteridium aquilinum*.

а—п — срезы; цифры соответствуют расстоянию от зоны поверхностных инициалей до уровня среза, мкм. *1* — валик, *2* — корневище, *3* — апикальная меристема корневища, *4* — рахис улиткообразного зачатка листа. Точками разной густоты показана различная степень меристематичности; перекрещивающейся штриховкой обозначена склеренхима; вертикальной штриховкой обозначены меристелы внутреннего круга; черным цветом обозначены листовые следы зачатка листа, имеющего форму валика; контуром обозначены листовые следы очередного листа.

проводящие ткани представлены лишь материнскими клетками прото- и метаксилемы, приблизительно на 110—120 мкм ниже поверхностных инициалей.

Часть клеток материнской зоны дифференцируется в 2 меристелы внутреннего круга, занимающие центральное положение в корневище. Меристелы наружного круга имеют вид одной крупной лопасти на дорсальной стороне корневища (рис. 3, *н*), которая на 30 мкм ниже распадается на 3—5 отдельных меристел (рис. 3, *о*). Центральные меристелы разделены 3—6 клетками сердцевинной паренхимы. Число клеток сердцевины, разделяющих меристелы внутреннего круга, во взрослой части корневища не увеличивается. Очевидно, что меристелы, которые отходят в наружный круг, являются пучками листового следа зачатка следующего листа. В соответствии с филлотаксисом орляка 1/2 местоположение этого зачатка — на стороне корневища, противоположной валику. Впоследствии он превратится в валик, а затем постепенно разовьется в лист.

Клетки, отделяющие меристелы внутреннего круга от меристел, отошедших в наружный круг, имеют вытянутую веретеновидную форму. Их оболочка утолщается, они превращаются в подковообразной формы склеренхиму. Образование склеренхимы происходит одновременно с дифференциацией ксилемы, на расстоянии около 70 мкм ниже поверхностных инициалей. Зрелая склеренхима в корневище орляка состоит из мертвых веретеновидных клеток, заполненных, как и клетки эндодермы, оптически непроницаемым содержимым. В междоузлии взрослого корневища склеренхима имеет вид двух параллельных тяжей, разделяющих меристелы наружного и внутреннего кругов. В зрелой части корневища степень развития тканей одинакова. Междоузлие взрослого корневища приобретает типичную билатеральную симметрию (рис. 4,

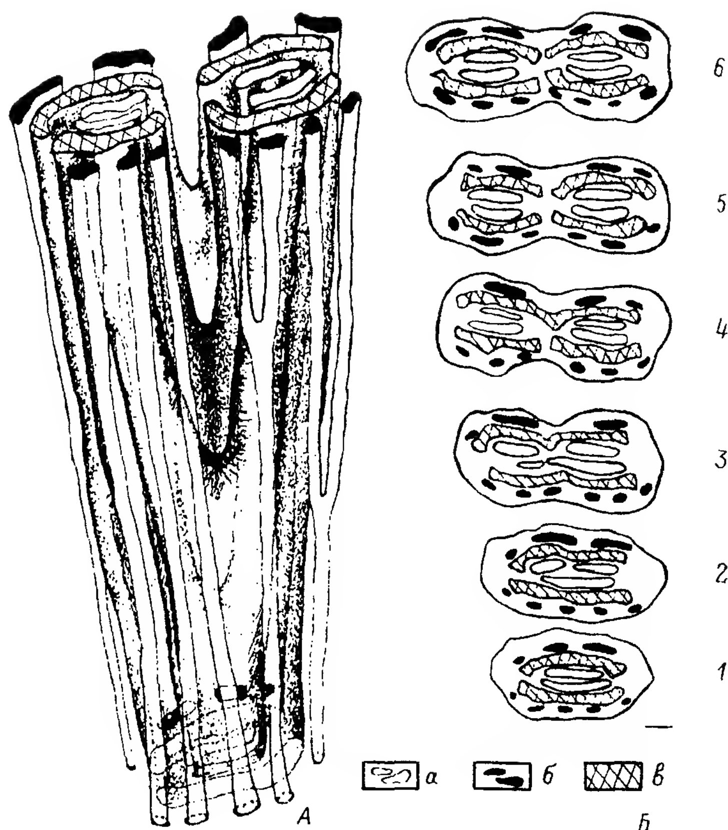


Рис. 4. Строение проводящей системы корневища *Pteridium aquilinum* в зоне ветвления.

А — объемная реконструкция корневища с проводящими тканями; Б — схемы серии поперечных срезов корневища в зоне ветвления: *1* — корневище перед ветвлением, *2—6* — корневище в процессе ветвления. *а* — меристелы внутреннего круга, *б* — проводящие пучки наружного круга, *в* — склеренхима. Масштабная линейка — 1 мм.

А, Б, 1). В зоне узла взрослого корневища на протяжении нескольких миллиметров склеренхима сохраняет подковообразную конфигурацию, сложившуюся в верхушке корневища (рис. 5, *А, Б, 1*).

В верхушке корневища (рис. 3, *л, м*) обе центральные меристелы находятся в контакте с пучками листовых следов, образующих наружный круг. Во взрослой части корневища непродолжительный контакт меристел наружного и внутреннего кругов также наблюдается вблизи зоны узла. В зоне узла происходят деление каждой меристелы внутреннего круга на 2 и увеличение числа меристел наружного круга (рис. 5, *А, Б*). 2 вновь образовавшиеся меристелы внутреннего круга и 5—7 меристел наружного отходят к листу в виде листового следа, располагаясь в основании рахиса в форме буквы Ω. Листовой след приобретает типичное для рахиса строение.

При ветвлении корневища *Pteridium aquilinum* каждая из двух меристел внутреннего круга, а также оба тяжа склеренхимы делятся пополам (рис. 4, *А, Б*). Их производные отходят в каждую ветвь корневища. Меристелы наружного круга более или менее равномерно распределяются между этими ветвями. В результате образуются два одинаковых корневища, идентичных по строению материнскому.

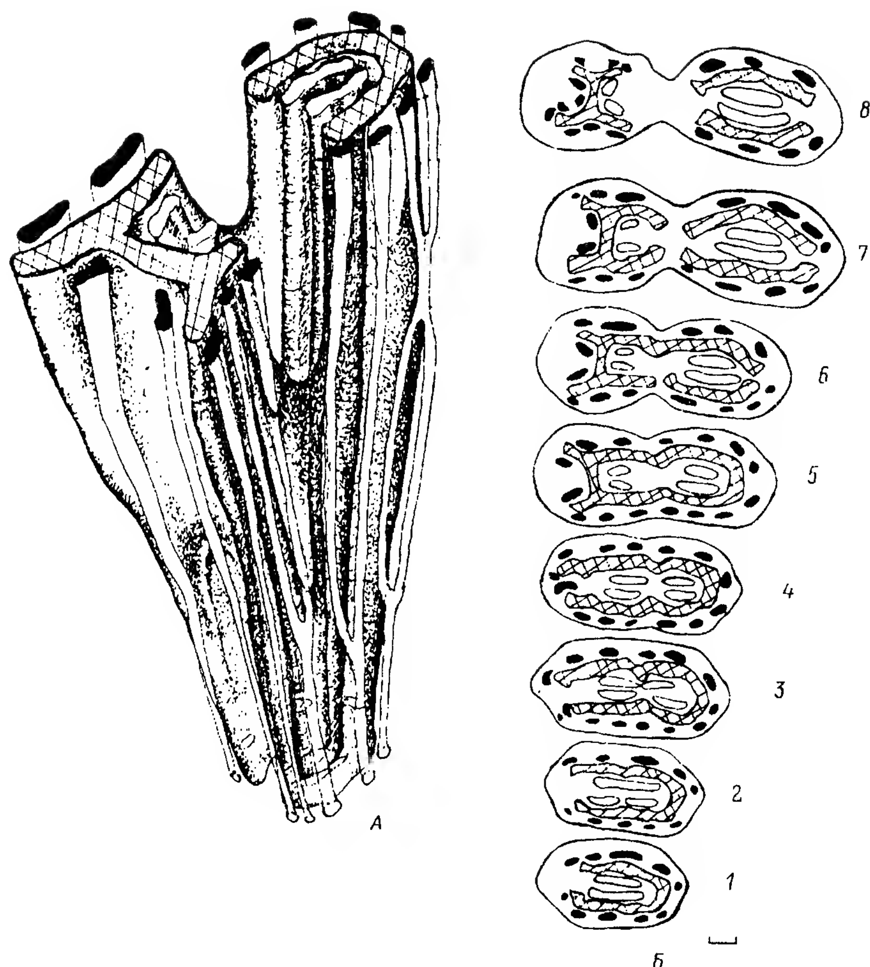


Рис. 5. Строение проводящей системы короткого корневища *Pteridium aquilinum* в узле.

Б — схемы серии поперечных срезов корневища в узле: 1 — корневище ниже узла, 2—7 — последовательные стадии отхождения пучков листового следа, 8 — корневище выше узла. Остальные обозначения те же, что и на рис. 4.

Заключение

Проведенное исследование позволяет считать, что стела *Pteridium aquilinum* принципиально не отличается от типичной диктиостелы. Внутренний круг проводящей системы, состоящий из двух меристел, разделенных двумя листовыми лакунами, соответствует диктиостеле. Число лакун определяется филлотаксисом 1/2.

Образование пучков наружного круга связано с валиком, охватывающим верхушку корневища. Сходство анатомического строения основания рахиса и валика доказывает, что валик представляет собой зачаток листа орляка. Таким образом, исходным по своему происхождению является не наружный круг проводящих тканей, как считали Tansley (1907), Jeffrey (1917) и Gottlieb (1959), а внутренний, тогда как наружный круг проводящей системы — это идущие по коре листовые следы разных вай. В верхушке корневища эти пучки контактируют друг с другом. Во взрослом корневище за счет неравномерного разрастания тканей стелы контакты отдельных

проводящих пучков наружного круга имеются как в зоне узла, так и на протяжении междоузлия. Контакт между этими пучками ведет к уменьшению их числа. Увеличение числа пучков наружного круга происходит за счет отхождения листовых следов к новым листьям. Эти два процесса и обусловливают изменение числа проводящих пучков наружного круга и паренхимных лакун между ними, описываемых как перфорации.

В верхушке корневища центральные меристелы находятся в контакте с пучками листовых следов, образующих наружный круг. Во взрослой части корневища эти контакты происходят в узле. Проводящая система листа контактирует с проводящими тканями как наружного, так и внутреннего кругов корневища.

Наличие наружного круга проводящих тканей в стеле орляка, вероятно, связано со спецификой листового следа. На основе приведенного Gottlieb и Steeves (1965) материала можно также заметить, что усложнение в строении проводящей системы молодого спорофита *Pteridium aquilinum* совпадает с усложнением строения листового следа; появление меристел второго круга происходит только после того, как рахис листа приобрел характерное для взрослой особи орляка строение.

Верхушки длинных безлистных и коротких олиственных корневищ защищены валиком, следовательно, листья закладываются на корневищах всех типов. Это подтверждает мнение O'Brien (1963) о том, что листья образуются и на длинных корневищах, но когда почка у самого основания зачатка листа трогается в рост, этот лист как бы перемещается на образовавшееся короткое корневище. Таким образом, проводящая система любого типа корневищ формируется сходным образом.

При ветвлении орляка делятся только меристелы внутреннего круга, соответствующие диктиостеле. При изучении строения проводящей системы в процессе ветвления не было обнаружено контакта листового и веточного следов. После ветвления строение корневищ не изменяется. Мы считаем, что так же как и при ветвлении голокучника (Борисовская, Романова, 1997; Романова, 1997), такое поведение проводящей системы в процессе ветвления свидетельствует в пользу дихотомического характера ветвления орляка. Это служит еще одним подтверждением точки зрения тех авторов (Troll, 1937; Wardlaw, 1943; Bierhorst, 1971; Ogura, 1972; Hagemann, 1976), которые считают ветвление папоротников верхушечным, или дихотомическим.

Во взрослом корневище одна из меристел с дорсальной стороны крупнее, чем остальные. Эта меристела соответствует зоне контакта меристел наружного круга и образуется еще в верхушке побега в момент расхождения меристел наружного и внутреннего кругов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект 98-04-49705.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисовская Г. М., Романова М. А. Строение проводящей системы папоротников в связи с ветвлением // Вестн. СПбГУ. 1997. № 1. С. 36—44.

Мейер К. И. Морфогения высших растений. М., 1958. 256 с.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., 1949. 524 с.

Романова М. А. Дифференциация тканей корневища *Gymnocarpium dryopteris* (*Athyriaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 3. С. 75—85.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Тахтаджян А. Л. Общая характеристика папоротниковидных // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 149—171.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимических исследований растительных тканей. М., 1979. 155 с.

Шорина Н. И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 213—232.

Bierhorst D. W. Morphology of vascular plants. London, 1971. 528 p.

Dasanyake M. D. Aspects of morphogenesis in a dorsiventral fern *Pteridium aquilinum* // Ann. Bot. N. S. 1960. Vol. 24. N 95. P. 317—328.

Espagnac H. A propos l appareil vegetatif de *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. // Naturalia Monsplensia. Ser. bot. 1960. Fasd. 12. P. 19—25.
Gottlieb J. E. Development of the bracken fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. I. General morphology of the sporeling // Phytomorphology. 1958. Vol. 8. N 1—2. P. 184—194.
Gottlieb J. E. Development of the bracken fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. II. Stelar ontogeny of the sporeling // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. N 1. P. 91—105.
Gottlieb J. E., Steeves T. A. Experimental control of the shoot system in sporeling of *Pteridium aquilinum* // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. N 4. P. 359—368.
Hagemann W. Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie // Plant Syst. Evol. 1976. Bd 124. H. 3. P. 251—277.
Jeffrey E. C. The structure and development of the stem in the *Pteridophyta* and gymnosperms // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1903. Vol. 195. N 210. P. 119—146.
Ma Y., Steeves T. A. Vascular differentiation in the shoot apex of *Matteuccia struthiopteris* // Ann. Bot. 1994. Vol. 74. N 6. P. 573—585.
O'Brien T. P. The morphology and growth of *Pteridium aquilinum* var. *esculentum* (Forst.) Kuhn. // Ann. Bot. N. S. 1963. Vol. 27. N 106. P. 253—267.
Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the *Pteridophyta*. Berlin; Stutgart, 1972. 506 p.
Stevenson D. W. Shoot apex organization and origin of the rhizome-borne roots and their associated gaps in *Dennstaedtia cicutaria* // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. N 5. P. 673—678.
Tansley A. G. Lectures on the evolution of the fillicincan vascular system // New Phytol. 1907. Vol. 6. N 2—10. P. 25—35, 53—68, 110—120, 136—147, 148—155, 188—203, 219—238. 254—269; 1908. Vol. 7. N 1—2. P. 1—16, 29—40.
Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin, 1937. Bd 1. S. 288—304, 499—511.
Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies in pteridophytes. II. Experimental observations on the development of buds in *Onoclea sensibilis* and in the species of *Dryopteris* // Ann. Bot. 1943. Vol. 7. N 28. P. 357—377.
Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies in pteridophytes. IV. Stelar morphology: experimental observations on the relation between leaf development and stelar morphology in species of *Dryopteris* and *Onoclea* // Ann. Bot. N. S. 1944. Vol. 8. N 32. P. 387—399.
Watt A. C. Contribution to the ecology of bracken (*Pteridium*). I. The rizome // New Phytol. 1940. Vol. 39. N 4. P. 401—424.
Watt A. C. The differentiation and fate of the bracken (*Pteridium aquilinum*). Fronds and their relation to the age-structure of the shoot and frond population // New Phytol. 1967. Vol. 66. N 1. P. 75—84.
White R. A., McAlpine B. W. Shoot organization in the *Filicales*: the promeristem // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 6. P. 562—579.

Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 9 IX 1997

SUMMARY

The differentiation of *Pteridium aquilinum* dicyclic stele has been studied. The apical meristem has a typical zonal structure. It is protected by a ridge in which vascular tissues are differentiated. Identical orientation of vascular bands in the ridge and petiole in the form of letter Ω confirms that the ridge is the embryonic leaf. The outer ring of the rhizome vascular system is formed by the bandles of leaf traces. Two central meristeles separated by two gaps correspond to the dictyostele. The number of gaps is determined by the 1/2 phyllotaxis. In the rhizome apex the leaf traces contact both the meristeles of the dictyostele and the leaf trace of the older leaf. In the mature rhizome these contacts between the outer ring of the meristeles lead to the variation of the number of these meristeles and parenchymatous gaps between them, which are confined to the nodal zone. As a result perforations appear. Meristeles of the outer and inner rings come into contact close to the nodal zone.

УДК 58.001

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 7

© Ю. А. Насимович

ОКРАСКА ЦВЕТКОВ РАСТЕНИЙ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ В РАЗНЫЕ СЕЗОНЫ

YU. A. NASIMOVICH. THE FLOWER COLOUR IN PLANTS OF MOSCOW REGION IN DIFFERENT SEASONS

Изучена связь окраски цветков 1192 видов растений с сезоном их цветения. Доля буровато-зеленоватых цветков максимальна весной, зеленоватых — поздней весной и летом. Среди ярких цветков доля белых и синих максимальна поздней весной, пурпурных и желтых — ранней весной и в конце сезона.

Биологическое значение пигментов цветка — традиционный пробел в наших знаниях о цветке (Первухина, 1971), который можно восполнить при изучении сезонных изменений преобладающей окраски цветков. Но авторы обычно ограничивались констатацией факта преобладания в весенней флоре желтых или белых цветков, а в летней — пурпурных и т. п., почти не приводя цифровых данных. Выгодно отличается от этих работ статья С. А. Мамаева и Л. А. Семкиной (1968), но в ней рассмотрено сравнительно малое число видов растений (по месяцам — 41, 131, 178, 10) и почти не учтены виды с невзрачными цветками. Поэтому нами была предпринята попытка более тщательного выполнения аналогичной работы (Насимович, 1988). Цель настоящей статьи — анализ связи числа видов с цветками той или иной окраски и сезона их цветения.

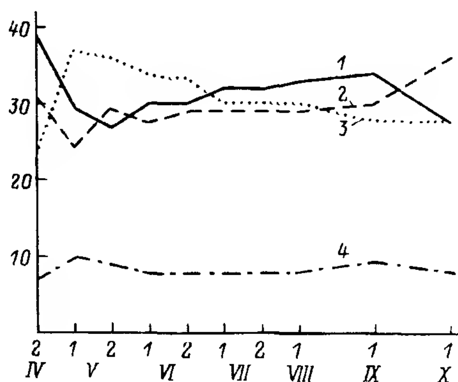
Материал и методика

Подмосковная флора выбрана как сравнительно многочисленная и хорошо изученная. Сведения об окраске цветка взяты в основном из «Иллюстрированной флоры Московской губернии» (Сырейщиков, 1906, 1907, 1910, 1914), о периоде цветения — из «Определителя растений Московской области» (Ворошилов и др., 1966). Рассмотрены почти все дикорастущие и дичающие растения Московской обл. (1192 вида). Сезонные изменения долей видов с цветками различных окрасок проанализированы статистически. Определение того, с какой вероятностью (P) различия между долями неслучайны, произведено по формулам для разных совокупностей (Рокицкий, 1967 : 188—189).

Результаты

Как следует из данных таблицы и графиков (см. рисунок), соотношения числа видов с цветками разных окрасок в течение вегетационного сезона меняются. Причем эти изменения наиболее интенсивны весной, чуть менее — осенью и наименее интенсивны — в июне—июле.

Суммарная доля «невзрачных» цветков (зеленоватых, буровато-зеленоватых) в течение вегетационного сезона падает от максимальной в первой половине мая (40 %) к значительно меньшей в июне—июле, к еще меньшей в августе—сентябре



Относительное количество видов с цветками основных ярких окрасок в различные периоды вегетационного сезона.

Окраска: *1* — пурпурная, *2* — желтая, *3* — белая, *4* — синяя. По горизонтальной оси — календарные месяцы (1-я и 2-я половины); по вертикальной — доля видов, % от общего количества видов с яркими цветками в данное время.

Распределение цветков с разной окраской в различные периоды вегетационного сезона

Окраска цветка	Доля видов, %									
	апрель	май		июнь		июль		август	сен-тябрь	ок-тябрь
	II	I	II	I	II	I	II	I	I	I
Буровато-зеленоватая	19	16	15	8	6	5	5	3	2	0
Зеленоватая	10	23	22	24	24	25	25	19	17	6
Белая	17	22	23	23	23	21	21	23	23	26
Желтая	22	14	18	19	20	20	20	23	24	34
Синяя	5	6	6	6	6	6	6	6	7	8
Пурпурная	28	18	17	20	21	22	22	25	28	26
Итого, %	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Всего видов	83	245	340	794	858	881	854	611	285	53

и к минимальной в октябре (6 %) (см. таблицу). Перечисленные изменения неслучайны с вероятностью 0.97—0.99, а общее снижение доли — с вероятностью много более 0.99. Увеличение доли невзрачных цветков от апреля к маю скорее всего тоже не случайно (P = 0.92). Суммарная доля ярких цветков (остальные) соответственно увеличивается. Неслучайны также (P⩾0.95) изменения долей буровато-зеленоватых, зеленоватых, желтых и пурпурных цветков в отдельности.

Среди «невзрачных» цветков наблюдаются постепенное уменьшение доли буровато-зеленоватых и соответствующее увеличение доли зеленоватых (P>0.99).

Среди ярких цветков (см. рисунок) доля белых, по-видимому (P = 0.94), закономерно увеличивается от апреля к первой половине мая, а затем постепенно уменьшается (P = 0.95). Закономерный характер изменения долей пурпурных и желтых цветков не доказан, но также очень вероятен (P от 0.93 до 0.69). Доли пурпурных и желтых цветков изменяются сходно и вместе с тем резко отлично от изменения долей белых и синих цветков.

Обсуждение

Для Западной Европы (Кернер, 1901), Среднего Урала (Мамаев, Семкина, 1968) и Подмосковья (Насимович, 1988) получены сходные данные по сезонному изменению доли видов с различно окрашенными цветками. Везде наблюдается поздневесенний или раннелетний максимум белых цветков. Аналогичные события происходят в Московской обл. почти в то же время, что в Западной Европе, и на месяц раньше, чем на Урале. Доля пурпурных и т. п. цветков везде увеличивается к концу вегетационного сезона. В Подмосковье, кроме того, выявлен относительный максимум этих цветков в апреле, т. е. в самом начале вегетационного сезона. Учитывая, что данные по 1-й и 2-й половинам месяца не рассматривались другими авторами отдельно, можно предположить, что краткий весенний максимум ими просмотрен. Кривые сезонных изменений доли желтых цветков только частично сходны, но везде выявляется некоторый максимум в самом начале сезона. Особенности поведения кривых в октябре могут носить случайный характер, так как в это время цветет мало видов растений.

Обращает на себя внимание сходное изменение доли, во-первых, белых и синих, во-вторых, пурпурных и желтых; в-третьих, зеленоватых и буровато-зеленоватых цветков.

Белая и синяя окраски в физическом смысле, по-видимому, сходны отражением энергетически богатых коротковолновых лучей («холодные» окраски). Такая окраска может препятствовать перегреву цветка на солнце, а также его теплоизлучению в темноте или в тени, т. е. уменьшать перепады температуры (белые тела, отражая лучи всех видимых длин волн, медленнее всего нагреваются на солнце и медленнее всего остывают в тени, почти не излучая энергию во всем этом диапазоне). Это подтверждено, в частности, прямыми измерениями температуры нормального и белоцветкового иван-чая (Насимович, 1993). Кроме того, белоцветковость может способствовать удержанию тепла, получаемого в результате конвекции от почвы и лесной подстилки. Белые чашеобразные цветки могут также фокусировать лучи на свою генеративную сферу, тем самым нагревая ее (Малютин, 1969; Насимович, 1986).

Пурпурная и желтая — это относительно «теплые» окраски. Такая окраска может способствовать нагреванию цветка на солнце в результате фототермического эффекта (Малютин, 1969; Насимович, 1986, 1993).

Зеленоватая и буровато-зеленоватая окраски характерны для столь специфических «невзрачных» цветков, что должны рассматриваться отдельно и противопоставляться окраскам «ярким» (энтомофильным). Невзрачная окраска — это один из признаков синдрома анемофилии (Фегри, Пэйл, 1982). Различие между зеленоватой и буровато-зеленоватой окрасками, скорее всего, аналогично различию между «холодной» и «теплой» окрасками.

Таким образом, «холодная», «теплая» и невзрачная окраски — это основные типы окрасок цветка, выделяемые по сезонным изменениям их долей.

Факторы, вызывающие сезонные изменения соотношения окрасок

Существуют два основных объяснения сезонных изменений преобладающей окраски цветков. В одном случае считается, что влияние климатических факторов опосредованное и осуществляется через изменение в течение вегетационного сезона количества и состава опылителей (Кернер, 1901, и др.), а в другом — влияние этих факторов непосредственное, т. е. окраска цветка рассматривается как приспособление к особенностям светового и термического режимов каждого сезона (Сенянинова-Корчагина, Корчагин, 1951; Мамаев, Семкина, 1968).

В Московской обл., как показано выше, наблюдаются сходные изменения долей видов с окраской, присущей сходным по способу опыления цветкам, и резко различные изменения долей видов с окраской, присущей различным по способу опыления цветкам (ветроопыляемые невзрачные, насекомоопыляемые яркие). Это свидетельствует в пользу того, что изменения числа опылителей могут играть роль в изменении доли цветков с той или иной окраской. Вместе с тем в данном отношении могут также играть роль изменения ветрового режима вследствие наличия или отсутствия листвы и т. п.

Как известно, белые и желтые цветки часто опыляются и специализированными, и неспециализированными опылителями, а пурпурные и синие — преимущественно специализированными (Фегри, Пэйл, 1982; Насимович, 1994а). Но в Московской обл. не наблюдается сходных изменений количества видов с окраской, присущей цветкам, сходным по составу опылителей. В то же время здесь наблюдаются сходные изменения количества видов с окраской, сходной по поглощению энергии, и резко различные изменения количества видов с окраской, не сходной по поглощению энергии («теплая», «холодная»). Видимо, сезонные изменения светового и термического режимов влияют на изменение представленности окраски цветков больше, чем сезонные изменения состава опылителей.

Периоды вегетационного сезона, выделенные по преобладающей окраске цветков, и объяснение различий между ними

По особенностям окраски цветков вегетационный сезон естественно разбивается на 4 периода: ранневесенний (апрель), поздневесенний (май), летний (июнь—июль), осенний (август—октябрь).

Ранневесенний период характеризуется преобладанием цветков с пурпурной, желтой и вообще яркой окраской. Это, по-видимому, связано с экстремальностью термических условий, в результате чего оптимальной оказывается «теплая», т. е. «греющая», окраска. Желтая окраска, кроме того, характерна для чашеобразных цветков, способных отражать лучи на свою генеративную сферу (Малютин, 1969; Насимович, 1986, 1994б), чем тоже может объясняться максимум этой окраски в апреле. Доля невзрачных цветков меньше, чем в последующем периоде, так как они в меньшей степени способны к активному обогреву. Буровато-зеленоватая окраска преобладает над зеленоватой тоже как относительно «теплая».

Поздневесенний период характеризуется минимальной долей цветков с пурпурной, желтой и вообще яркой окраской, а также четким максимумом представленности невзрачных окрасок. Количество видов с буровато-зеленоватыми и зеленоватыми цветками примерно одинаково. Уменьшение «выгодности» «теплых» окрасок и возможность развития «холодных» и невзрачных цветков, а также уменьшение среди невзрачных доли буровато-зеленоватых цветков могут быть связаны с не столь низкими температурами воздуха в этот период. Слабое развитие листвы делает возможным ветроопыление, чем способствует увеличению числа невзрачных цветков и соответственно уменьшению числа ярких. Среди цветков с яркой окраской в этот период наблюдается максимальная доля белых и синих, что может объясняться следующим образом. Резкие перепады освещенности в сочетании со сравнительно низкой температурой воздуха способствуют резким перепадам температуры цветка. Это может способствовать развитию цветков с «холодной» окраской, в наименьшей степени нагреваемых прямыми лучами солнца и медленнее всего излучающих тепло в тени (например, при прохождении облака), т. е. способных к пассивной терморегуляции. Последнее утверждение, возможно, применимо и к зеленоватым цветкам (по сравнению с буровато-зеленоватыми). Кроме того, среди белых цветков много чашеобразных (Насимович, 1994б), которые способны к рефлекторному эффекту и активной терморегуляции путем изменения степени раскрытия цветка (Насимович, 1986), что тоже может способствовать максимуму белоцветковости в этот период.

Для летнего периода характерны термические и другие условия, оптимальные для одновременного цветения большого числа видов растений. Среди факторов, формирующих в процессе эволюции ту или иную окраску цветка, на первый план выходят биотические: усиливается конкуренция растений за опылителей (Mosquin, 1971) и вследствие этого усиливается отбор на разнообразие окрасок цветков (Насимович, 1986). Этим скорее всего объясняется максимальное разнообразие окрасок в этот период (сближенность кривых на графиках). Относительная стабильность условий приводит к относительной стабильности в соотношении окрасок («плато» на графиках). Климатические факторы отступают на второй план. Развитость листвы препятствует свободному движению воздуха около цветков, чем отчасти может объясняться постепенное уменьшение доли невзрачных цветков, в большинстве своем ветроопыляемых. Кроме того, при обилии видов цветущих растений и сравнительной редкости многих из них опыление должно быть избирательным, а этому условию соответствует энтомофилия, ведущая к развитию ярких окрасок. Доля «холодных» окрасок среди ярких слегка уменьшается как чрезмерно высокая в предыдущем периоде, т. е. окраски становятся разнообразнее. Среди невзрачных окрасок продолжает уменьшаться доля буровато-зеленоватой (более «теплой»). Не исключено, что это происходит из-за нежелательности перегрева цветка на открытых местах (в тени же пигментация нецелесообразна во все периоды — см. выше).

Осенний период по преобладающей окраске цветков и причинам, сформировавшим эту окраску, сходен с ранневесенним. Еще более четкое преобладание осенью «теплых» и ярких цветков может быть обусловлено тем, что кроме низких температур этому способствуют также обилие насекомых (поэтому больше ярких цветков), сравнительно большое число видов одновременно цветущих растений (ветроопыление затруднено; энтомофилия, действует отбор на разнообразие окраски), развитость листвы (ветроопыление затруднено).

Выводы

1. Соотношение количества видов растений с цветками различных окрасок меняется в течение вегетационного сезона.

2. По характеру этих изменений различаются окраски: невзрачная с подразделением на зеленоватую и буровато-зеленоватую, яркая с подразделением на «холодную» (белая, синяя) и «теплую» (пурпурная, желтая).

3. Доля буровато-зеленоватых цветков среди всех в течение вегетационного сезона уменьшается, зеленоватых — минимальна ранней весной и осенью, максимальна поздней весной и летом.

4. Среди ярких цветков доля белых и синих минимальна ранней весной, максимальна поздней весной, а затем постепенно уменьшается. Доля желтых и пурпурных цветков велика ранней весной, минимальна поздней весной, а затем постепенно увеличивается.

5. Основными факторами, вызывающими эти сезонные изменения, в первую очередь являются климатические (термические, световые) и во вторую очередь — биотические (изменение количества опылителей, развитость листвы). Влияния сезонных изменений состава опылителей не обнаружено.

6. В Московской обл. наблюдаются 4 периода вегетационного сезона с преобладанием различных окрасок цветков: ранневесенний (апрель), поздневесенний (май), летний (июнь—июль), осенний (август—октябрь).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н. Определитель растений Московской области. М., 1966. 367 с.

Кернер М. А., фон. Жизнь растений. СПб., 1901. Т. 2. 841 с.

Малютин Н. И. О биологическом значении пигментов цветка // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1050—1053.

Мамаев С. А., Семкина Л. А. Сезонная изменчивость окраски цветков растений лесной зоны равнин Среднего Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР. Свердловск, 1968. Вып. 60. С. 92—98.

Насимович Ю. А. Биологическое значение окраски цветка // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 82—93.

Насимович Ю. А. О сезонных изменениях окраски цветков флоры Московской области. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 9009-В88. 44 с.

Насимович Ю. А. О популяциях *Chamerion angustifolium (Onagraceae)* с пурпуровыми и белыми цветками // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 17—20.

Насимович Ю. А. Окраска цветка в связи со способом опыления и составом опылителей на примере среднерусской флоры. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1994а. № 1838-В94. 30 с.

Насимович Ю. А. О связи окраски и формы цветка на примере подмосковной флоры. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1994б. № 3097-В94. 18 с.

Первухина Н. В. К вопросу о биологическом значении пигментов цветка // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 434—435.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1967. 327 с.

Сеңянинова-Корчагина М. В., Корчагин А. А. Влияние географической среды на формообразование у растений // Уч. зап. Ленинград. ун-та. Сер. биол. 1951. Вып. 30. № 143. С. 11—30.

Сырейщиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губернии. М., 1906. Т. 1. 274 с.; 1907. Т. 2. 440 с.; 1910. Т. 3. 397 с.; 1914. Т. 4. 191 с.

Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 379 с.
Mosquin T. Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time // Oikos. 1971. Vol. 22. N 3. P. 398—402.

Всероссийский научно-исследовательский институт
охраны природы
Москва

Получено 12 I 1996

SUMMARY

The flower colour of plants in different seasons is studied in 1192 species of the flora of Moscow region. The percentage of green touched with brown flowers is higher in spring; green — in the late spring and summer. Among plants with bright-coloured flowers, the percentage of white and blue flowers is higher in late spring; purple and yellow — in early spring and autumn.

УДК 581.5

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 7

© **Л. Н. Ющенкова**

СИНУЗИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА НИЖНИХ ЯРУСОВ И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЕЛИ В НЕМОРАЛЬНЫХ ЕЛЬНИКАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

L. N. YUSHCHENKOVA. SYNUSIAL STRUCTURE OF LOWER STRATA AND YOUNG GROWTH OF NEMORAL SPRUCE FORESTS IN SOUTH TAIGA

Приведены данные о динамике численности всходов и младших генераций ели в стадии стабильного состояния и на распадах неморальных ельников в зависимости от синузиальной структуры нижних ярусов. Показано, что ель плохо возобновляется в этих типах еловых лесов, причем на распадах возобновление ели идет успешнее. Мощность волн возобновления ели различается по годам. В стадии стабильного состояния всходы ели приурочены в основном к нарушениям напочвенного покрова и к валежу. Кроме того, всходы ели чаще всего встречаются в неморально-кисличной, неморально-разнотравной и чернично-кисличной синузиях. В стадии распада наибольшее количество всходов после валежа и мертвопокровной синузии приходится на синузии с преобладанием крупных папоротников. Распределение подроста ели по синузиям в неморальных ельниках южной тайги сходно с распределением всходов.

Известно, что условия для возобновления ели в еловых лесах складываются неблагоприятно, особенно на первых стадиях развития подроста. Причиной тому служат многие факторы. К числу их относится воздействие нижних ярусов. В литературе имеются многочисленные данные, свидетельствующие о том, что успешное возобновление ели зависит от степени развития и плотности видовых популяций травяно-кустарничкового и мохового ярусов (Злобин, 1960; Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжень-бан, 1961; Карпов, 1969; Ющенкова, 1970; Старостина, 1973; Пугачевский, 1992). Эти работы касаются в основном возобновления ели под пологом древостоев и на вырубках. Отмечено, что ель хорошо возобновляется под пологом леса и плохо — на открытых местах (Юркевич, 1952). В то же время существует мнение о том, что в ненарушенной растительности возобновление ели не идет. Задача наших исследований заключается в изучении процесса воспроизводства ели в коренных еловых лесах южной тайги в различных синузиях нижних ярусов одновременно в двух наиболее важных стадиях формирования климаксовой структуры сообществ: в стадии стабильного состояния (структура древостоев не нарушена) и в стадии распада древесного яруса.

Материал и методика

Работы проводили в Центрально-лесном государственном биосферном заповеднике (Тверская обл.) с 1986 по 1996 г. на эталонных пробных площадях, представляю-

щих основной эколого-фитоценотический ряд коренных ельников, связанный с ухудшением аэрации почв без сколько-нибудь заметного приноса питательных веществ извне. Подробное описание этих эталонных пробных площадей дано в книгах «Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги» (1973) и «Факторы регуляции экосистем еловых лесов» (1983). Исследовали неморальную группу ельников, стоящую в начале этого ряда. Стадия стабильного состояния (структура древостоев не нарушена) представлена ельником липняково-ясменниковым, стадия распада — ельником липняковым (почти полное нарушение древесного яруса). Распад произошел в конце 1970-х—начале 1980-х годов.

В каждом из этих ельников были заложены по 2 постоянных трансекта (125 м дл., 1 м шир., т. е. учетная площадь — 125 м^2). Трансекты расположены перпендикулярно друг другу. На них ежегодно проводили детальные геоботанические описания с учетом подроста (елочки до 1 м выс.) и всходов ели. Описания и учеты проводили на каждом квадратном метре трансектов. Поскольку площадь, занимаемая синузиями, неодинакова, полученные для синузий результаты даны в пересчете на единицу площади (1 м^2). За период наблюдений 4 раза было проведено картирование трансектов с учетом синузиальной структуры сообществ.

Результаты и их обсуждение

Первое (1986 г.) картирование нижних ярусов ельника липняково-ясменникового показало (табл. 1), что структура этого сообщества типична для неморальных ельников южной тайги в условиях стабильного состояния. Было выделено 7 синузий в понимании В. Н. Сукачева (1957). Наибольшую площадь (41 %) занимала неморально-кисличная синузия, наименьшую (1 %) — мертвопокровная (сильное нарушение напочвенного покрова). Характерные для неморальных ельников южной тайги синузии (неморально-кисличная, неморально-разнотравная, кислично-папоротниковая) занимали 85 % всей площади трансектов.

В сообществе ельника липнякового также было выделено 7 синузий (табл. 1): 42 % площади трансектов приходилось на долю малиново-папоротниковой синузии, наименьшую площадь занимала кислично-папоротниковая. Следует отметить, что мхи как в ельнике липняково-ясменниковом, так и в ельнике липняковом присутствуют в небольшом количестве и не составляют мохового яруса.

Через 3 года в структуре нижних ярусов ельника липняково-ясменникового произошли некоторые изменения (табл. 1): уменьшилась площадь трех перечисленных синузий; появились новые синузии; увеличилась площадь валежа и мертвопокровной синузии. При последнем картировании в 1994 г. (табл. 1) оказалось, что площадь основных, характерных для неморальных ельников южной тайги синузий уменьшилась с 85 до 54 %. Отмечено дальнейшее сокращение площади чернично-кисличной, таежно-мелкотравной, а также черничной синузий. Резко возросла площадь синузий с участием малины (до 26 %), увеличилась площадь, занимаемая политриховой и политрихо-сфагновой синузиями. С 1993 г. идет интенсивная перестройка нижних ярусов липняково-ясменникового ельника.

В ельнике липняковом (табл. 1) площадь основных, наиболее характерных для неморальных ельников южной тайги синузий через 3 года (в 1989 г.) увеличилась с 16 до 28 %, а площадь малиново-папоротниковой синузии уменьшилась с 42.0 до 24.2 %. Немного увеличилась площадь хвощово-папоротниковой синузии. Отмечено незначительное нарушение почвенного покрова (появление мертвопокровной синузии). В 1993 г. зафиксированы появление чернично-кисличной и таежно-мелкотравной синузий, восстановление нарушений травяно-кустарничкового яруса. При последнем картировании (в 1994 г.) площадь синузий, наиболее характерных для ельников неморальной структуры южной тайги, увеличилась по сравнению с первоначальными данными в 3.5 раза (52 %), а площадь малиново-папоротниковой синузии уменьшилась в 4.8 раза (до 8.5 %).

ТАБЛИЦА 1

Структура нижних ярусов неморальных ельников южной тайги

Тип леса	Ельник липняково-ясменниковый				Ельник липняковый			
Годы наблюдений	1986	1989	1993	1994	1986	1989	1993	1994
Синузии	Площадь, %							
Неморально-разнотравная	16.0	16.7	20.2	21.5	6.0	18.5	40.2	34.5
Неморально-кисличная	41.0	36.0	10.0	13.5	7.0	3.6	5.8	11.4
Кислично-папоротниковая	28.0	19.7	30.0	19.2	3.0	5.9	6.8	6.1
Малиново-папоротниковая	—	1.8	15.6	23.3	42.0	24.2	6.0	8.5
Хвощово-папоротниковая	—	—	1.5	<1.0	22.0	26.0	16.7	18.0
Кочедыжная	—	<1.0	2.1	1.5	9.0	7.7	8.5	8.9
Малиновая	—	<1.0	4.0	2.4	—	—	—	—
Ситниковая	—	<1.0	1.3	<1.0	—	—	—	—
Чернично-кисличная	2.0	1.1	1.8	1.3	—	—	<1.0	<1.0
Черничная	—	<1.0	<1.0	<1.0	—	—	—	—
Таежно-мелкотравная	7.0	2.8	1.8	1.6	—	—	<1.0	<1.0
Политриховая	—	<1.0	1.7	2.5	—	—	—	—
Политрихо-сфагновая	—	<1.0	—	<1.0	—	—	—	—
Мертвопокровная	1.0	10.3	1.1	1.3	—	<1.0	—	—
Валеж	5.0	10.5	9.8	10.6	11.0	12.2	12.6	12.6

Выявленные за 8-летний период изменения в структуре нижних ярусов ельника липняково-ясменникового указывают на нарушения, происходящие в структуре древесного яруса этого сообщества. Синузиальная структура нижних ярусов усложняется. Толчком к разрушению древостоя послужил ураган, пронесшийся над заповедником в 1987 г., который привел к гибели части господствующих (крупномерных) особей. Но этот факт вызвал лишь незначительные изменения в структуре нижних ярусов ельника липняково-ясменникового, не нарушив их естественную (погодичную) динамику. Сильная засуха 1992 г. усилила перестройку этого сообщества. Таким образом, ветровал 1987 г. плюс необычные условия 1992 г. вызвали резкое изменение всего массива.

Исходя из полученного материала можно сказать, что идет разрушение древесного полога ельника липняково-ясменникового и, вероятно, с изменением режима влажности почвы (появление ситниковой, хвощово-папоротниковой синузий), в то время как на распаде (ельник липняковый) восстанавливается естественный напочвенный покров, свойственный неморальным ельникам южной тайги, возможно, с повышенным (не застойным) увлажнением. Намечается тенденция к формированию в дальнейшем климаксовой структуры.

За данный отрезок времени наблюдались 3 волны возобновления ели (массовое появление всходов). Учет всходов проводили в течение 3—4 лет, т. е. от начала одной волны возобновления до начала другой (рис. 1). Мощность популяционных волн возобновления ели сильно различается по годам, при этом ельник липняково-ясменниковый и ельник липняковый мало различаются по количеству всходов. Как правило, лишь небольшая часть их выживает к следующей вспышке возобновления. В ельнике липняково-ясменниковом к следующей вспышке возобновления осталось около 5 % всходов, вторая популяционная волна была подавлена полностью, от третьей волны возобновления остался 1 % всходов. В ельнике липняковом от первой популяционной волны осталось около 21 % всходов, от второй вспышки возобновления — около 6 %, от третьей — 16 % всходов.

Распределение всходов ели дано в табл. 2.

При первой вспышке возобновления в ельнике липняково-ясменниковом подавляющее число всходов обнаружено на мертвопокровной синузии. Довольно много

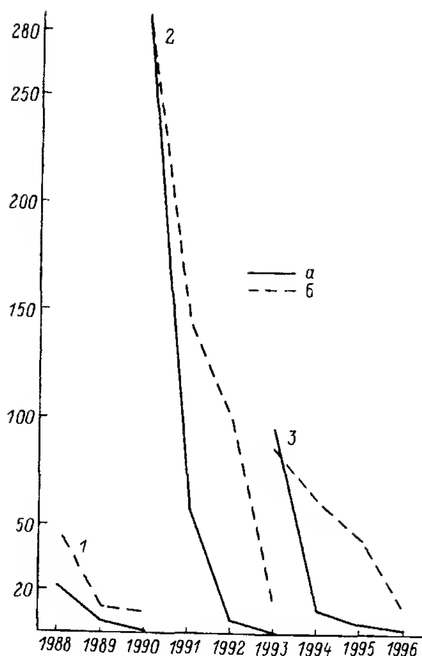


Рис. 1. Динамика численности всходов ели в ельнике липняково-ясменниковом (*а*) и в ельнике липняковом (*б*).

1—3 — волны возобновления ели (массовое появление всходов). По оси абсцисс — годы учета; по оси ординат — число всходов на трансектах, шт.

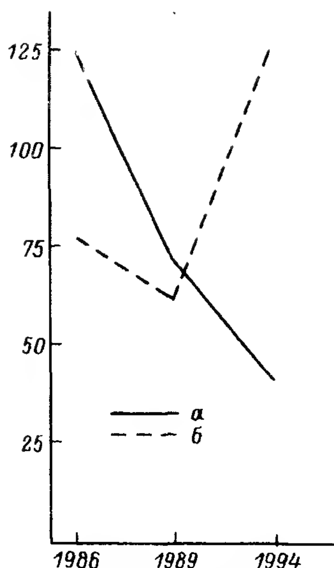


Рис. 2. Динамика численности подроста ели в ельнике липняково-ясменниковом (*а*) и в ельнике липняковом (*б*).

По оси абсцисс — годы учета; по оси ординат — количество подроста на трансектах, шт.

всходов обнаружено на валеже. Изредка всходы можно встретить в неморально-кисличной синузии. В ельнике липняковом в 1988 г. при первой вспышке возобновления наибольшее количество всходов ели было отмечено на валеже, 1/4 всех всходов приходилась на кислично-папоротниковую синузию. Значительно меньше всходов ели было отмечено в кочедыжной и неморально-разнотравной синузиях, 1 % — в малиново-папоротниковой синузии.

При второй вспышке возобновления ели в ельнике липняково-ясменниковом наибольшее количество всходов также приходилось на мертвопокровную синузию и валеж; кроме того, всходы были отмечены в неморально-разнотравной, кислично-папоротниковой, малиново-папоротниковой, неморально-кисличной синузиях. В ельнике липняковом всходы ели были обнаружены во всех синузиях, но подавляющее число всходов размещалось на валеже и мертвопокровной синузии.

При последней вспышке возобновления ели наибольшее количество всходов в ельнике липняково-ясменниковом было обнаружено на мертвопокровной синузии и на валеже, а также (в порядке убывания) в чернично-кисличной, неморально-кисличной, ситниковой, неморально-разнотравной, таежно-мелкотравной, кислично-папоротниковой синузиях. 1 % всходов приходится на малиново-папоротниковую синузию. В ельнике липняковом больше половины всех всходов приходится на валеж, и далее в порядке убывания обнаружены всходы ели в хвощово-папоротниковой, кочедыжной, неморально-кисличной, кислично-папоротниковой, неморально-разнотравной синузиях, отсутствуют они в малиново-папоротниковой, чернично-кисличной и таежно-мелкотравной синузиях.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что характер распределения всходов ели по синузиям в общих чертах сохраняется во всех учтенных вспышках

ТАБЛИЦА 2

Распределение всходов ели по синузиям в неморальных ельниках

Тип леса	Ельник липняково-ясменниковый			Ельник липняковый		
Годы наблюдений	1988	1990	1993	1988	1990	1993
Синузии	Количество всходов, %					
Неморально-разнотравная	0	3.4	6.0	8.0	4.2	5.0
Неморально-кисличная	2.6	1.1	11.5	0	0.4	6.0
Кислично-папоротниковая	0	2.6	5.0	24.6	2.4	5.0
Хвощово-папоротниковая	—	—	0	0	2.1	11.5
Малиново-папоротниковая	0	1.8	1.0	0.9	0.7	0
Кочедыжная	0	0	0	7.1	3.8	6.5
Малиновая	0	0	0	—	—	—
Ситниковая	0	0	6.5	—	—	—
Чернично-кисличная	0	0	15.0	—	—	0
Черничная	0	0	0	—	—	—
Таежно-мелкотравная	0	0	5.0	—	—	0
Политриховая	0	0	0	—	—	—
Политрихо-сфагновая	0	0	0	—	—	—
Мертвопокровная	87.4	68.4	32.0	—	30.4	—
Валеж	10.0	22.7	18.0	59.4	56.0	66.0

Примечание. «—» — синузия отсутствует; «0» — в синузии нет всходов.

возобновления ели. Установлено, что в стадии стабильного состояния (структура древостоев не нарушена) всходы ели в основном приурочены к нарушениям напочвенного покрова и к валежу. Кроме того, всходы ели наиболее часто можно встретить в неморально-кисличной, неморально-разнотравной и чернично-кисличной синузиях. В стадии распада сложных ельников на первое место по численности всходов ели выходит валеж, меньше их в мертвопокровной синузии, и в отличие от стадии стабильного состояния значительное количество всходов ели встречается в синузиях с преобладанием папоротников (кислично-папоротниковая, хвощово-папоротниковая, кочедыжная).

При анализе динамики численности подроста ели (рис. 2) выявлено, что в ельнике липняково-ясменниковом она неуклонно снижается. Через 3 года осталось 58 % подроста ели, а еше через 5 лет — 33 %. В ельнике липняковом (на стадии распада) через 3 года уцелело значительно больше подроста (80 %), а с 1989 г. численность подроста ели даже увеличилась. Увеличение численности подроста ели произошло за счет елочек высотой 1—10 и 10—25 см, произрастающих в основном на валеже. Возраст этих елочек предположительно не более 11 лет (Пугачевский, 1992). За этот промежуток времени было несколько вспышек возобновления ели. На стадии распада популяционные волны непрерывны и частично накладываются друг на друга (в отличие от стадии стабильного состояния), в результате чего численность подроста растет за счет всходов, перешедших в подрост.

Основная масса подроста ели в ельнике липняково-ясменном, как и в ельнике липняковом, приурочена к валежу и мертвопокровной синузии (табл. 3), причем в ельнике липняково-ясменниковом количество подроста ели на валеже через 3 года немного снизилось, а в дальнейшем резко упало. В ельнике липняковом, наоборот, количество подроста ели на валеже к 1994 г. значительно увеличилось. В 1994 г. наибольшее количество подроста в ельнике липняково-ясменниковом обнаружено в появившейся в 1989 г. политрихо-сфагновой синузии.

Распределение подроста, выявленное в 1994 г., не нарушает общей закономерности. Этот факт лишь может свидетельствовать о значении влаги для младших генераций ели в неморальных ельниках.

ТАБЛИЦА 3

Распределение подроста ели по синузиям в неморальных ельниках

Тип леса	Ельник липняково-ясменниковый			Ельник липняковый		
Годы наблюдений	1986	1989	1994	1986	1989	1994
Синузии	Количество подроста, %					
Неморально-разнотравная	0	0	5.6	1.8	7.5	3.2
Неморально-кисличная	2.8	4.4	5.6	18.3	17.5	5.2
Кислично-папоротниковая	5.8	5.2	2.8	13.8	10.0	5.2
Малиново-папоротниковая	—	0	3.7	5.5	7.5	6.4
Хвощово-папоротниковая	—	—	0	7.3	2.5	3.9
Кочедыжная	—	0	11.2	3.8	5.0	3.9
Малиновая	—	0	0	—	—	—
Ситниковая	—	0	0	—	—	—
Чернично-кисличная	4.2	0	0	—	—	0
Черничная	—	—	0	—	—	0
Таежно-мелкотравная	3.8	10.3	9.3	—	—	0
Политриховая	—	0	0	—	—	—
Политрихо-сфагновая	—	0	26.2	—	—	—
Мертвопокровная	—	7.0	15.0	—	0	—
Валеж	83.4	73.1	20.6	49.5	50.0	72.2

Примечание. «—» — синузия отсутствует; «0» — в синузии нет подроста.

Распределение подроста ели по синузиям сходно с распределением всходов, но выживаемость младших генераций ели на порядок выше, чем у всходов (табл. 4). Через 3 года (в 1989 г.) самая высокая выживаемость у подроста в сообществе ельника липняково-ясменникового (67 %) была на валеже (47 экз. против 70 экз. в 1986 г.) и в неморальных синузиях (57 %), а самая низкая — в кислично-папоротниковой синузии (25 %); в таежно-мелкотравной синузии выживаемость подроста составляла 50 %. В ельнике липняковом на валеже и в кочедыжной синузии подрост ели сохранился полностью, в неморальных синузиях выживаемость подроста составляла 91 %, в кислично-папоротниковой синузии — 75, в хвощово-папоротниковой — 33.5 % (табл. 4).

В 1994 г. подрост ели в ельнике липняково-ясменниковом в неморальных синузиях сохранился полностью, выживаемость подроста в кислично-папоротниковой синузии составляла 57 %, в таежно-мелкотравной — 50, на валеже — 30 %. В ельнике липняковом отпад подроста ели отмечен только в хвощово-папоротниковой (выживаемость 50 %) и малиново-папоротниковой (выживаемость 28 %) синузиях. В кислично-папоротниковой и кочедыжной синузиях подрост ели сохранился полностью, а в неморальных синузиях и особенно на валеже численность подроста ели значительно возросла.

Анализ полученных данных показал, что в ельнике липняково-ясменниковом на валеже, где размещается наибольшее количество подроста, со временем сильно увеличивается элиминация молодых елочек, в результате чего численность подроста ели продолжает падать. В основном подрост остается только на разложившемся валеже. В этих условиях он выдерживает возросшую конкуренцию ближайших соседей и конкуренцию с материнским древостоем за минеральные вещества почвы и влагу. В ельнике липняковом, где нет давления материнского полога на подрост, младшие генерации ели развиваются успешнее, чем в ельнике липняково-ясменниковом.

Полученные материалы позволяют сделать следующие выводы.

ТАБЛИЦА 4

Динамика численности подроста ели по синузиям в неморальных ельниках

Тип леса	Ельник липняково-ясменниковый			Ельник липняковый		
Годы наблюдений	1986	1989	1994	1986	1989	1994
Синузии	Количество подроста, шт.					
Неморальные синузии	21	12	12	11	10	15
Кислично-папоротниковая	28	7	4	4	3	3
Малиново-папоротниковая	—	0	6	18	10	5
Хвощово-папоротниковая	—	—	0	12	4	6
Кочедыжная	—	0	2	2	2	2
Малиновая	—	0	0	—	—	—
Ситниковая	—	0	0	—	—	—
Чернично-кисличная	2	0	0	—	—	0
Черничная	—	0	0	—	—	—
Таежно-мелкотравная	4	2	1	—	—	0
Политриховая	—	0	0	—	—	—
Политрихо-сфагновая	—	0	1	—	—	—
Мертвопокровная	0	5	1	—	0	—
Валеж	70	47	14	31	32	96
Всего	125	73	41	78	61	127

Примечание. Неморальные синузии — неморально-разнотравная + неморально-кисличная; «—» — синузия отсутствует; «0» — в синузии нет подроста.

На фоне распада субклимаксовых сообществ неморальных ельников на территории Центрально-лесного биосферного заповедника идет их восстановление.

Структура нижних ярусов неморальных ельников довольно устойчива, она нарушается лишь при воздействии комплекса неблагоприятных факторов, действующих почти одновременно.

Процесс возобновления ели в неморальных ельниках затруднен, непрерывность его в стадии стабильного состояния может нарушаться. Успешнее процесс возобновления ели идет в стадии распада древесного яруса, где часть всходов ели переходит в подрост, что поддерживает непрерывность возобновления ели. В обеих исследуемых стадиях формирования климаксовой структуры в неморальных ельниках возобновление ели идет главным образом на валеже и нарушенном напочвенном покрове, причем в стадии стабильного состояния для всходов оказываются предпочтительнее нарушения напочвенного покрова. Наличие всходов в других синузиях, а также присутствие младших генераций ели зависят от того, на какой стадии формирования климаксовой структуры находится растительное сообщество.

Самая уязвимая фаза процесса возобновления ели в неморальных ельниках — всходы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Злобин Ю. А. Живой покров еловых лесов как фактор естественного возобновления ели. Тюмень, 1960. 43 с.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 336 с.

Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжень-бан. О возобновлении ели в некоторых типах еловых лесов южной тайги европейской части СССР // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 2. С. 279—286.

Пугачевский А. В. Ценопопуляции ели. Структура, динамика и факторы регуляции. Минск, 1992. 204 с.

Старостина К. Ф. Роль синузий нижних ярусов в регуляции возобновительного процесса ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 246—254.

Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. 312 с.

Сукачев В. Н. Общие принципы и программа изучения типов леса. // В. Н. Сукачев, С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. С. 9—75.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. 318 с.

Юркевич И. Д. Содействие естественному возобновлению леса (практические рекомендации). Минск, 1952.

Ющенкова Л. Н. Влияние трав и кустарничков на прорастание семян и выживаемость всходов ели в сообществах южной тайги // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 5. С. 723—728.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 III 1997

SUMMARY

Data on dynamics of seedlings and young generations of spruce in nemoral forests of south taiga are given at the stable stage and in disintegrating spruce forests as related to the synusial strueture of lower strata. Poor spruee young growth is registered in these phytoeoenoses. The eontinuity of survival at the stable state can be interrupted. At the disintegration stage, spruce regeneration is more successful. At both stages of climax structure spruce regeneration goes mainly on slash and damaged soil eover. At the stage of stability the latter is more preferable for seedlings. The occurrence of seedlings and regrowth in other synusia depends on the stage of elimax structure formation in plant communities.

УДК 581.526 (571.513)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 7

© А. Ю. Королюк, Н. И. Макунина

НИЗКОТРАВНЫЕ КАМЕНИСТЫЕ СТЕПИ СЕВЕРО-МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ: АССОЦИАЦИИ ANDROSACO DASYPHYLLAE–CARICETUM PEDIFORMIS ASS. NOV.

A. YU. KOROLYUK, N. I. MAKUNINA. THE SHORT GRASS STONY STEPPES OF THE NORTH MINUSINSK BASIN: THE ASSOCIATION ANDROSACO DASYPHYLLAE–CARICETUM PEDIFORMIS ASS. NOV.

Дана развернутая характеристика низкотравных каменистых степей Северо-Минусинской котловины. Выявлены закономерности их пространственного размещения, подробно рассмотрены горизонтальная и вертикальная структуры, проведен экологический и географический анализ флоры. Низкотравные каменистые степи описаны в качестве особой ассоциации в системе эколого-флористической классификации. Асс. Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis ass. nov. разделена на 2 субассоциации: caricetosum humilis и helictotrichetosum.

Степи в растительном покрове Хакасии занимают одну из ведущих позиций, образуя самостоятельный пояс на высоте 300—600 м над ур. м. В составе лесостепного пояса по южным склонам степные сообщества поднимаются до 800 м над ур. м. Основное разнообразие фитоценозов представлено луговыми и настоящими степями. В нижней части лесостепного пояса по выпуклым, наиболее сухим склонам развиваются своеобразные низкотравные каменистые степи, в сложении которых активную роль играют виды, свойственные криоксерофитным степям Северной Азии. Именно к сообществам данного типа приурочено значительное число степных перигляциальных реликтов, наиболее яркими представителями которых являются *Dryas oxyodonta*,[1] *Minuartia verna*, *Kobresia filifolia*. В работах, посвященных анализу растительного

[1] Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

покрова Сибири (Растительный..., 1976; Красноборов, 1986; Намзалов, 1994, и др.), эти степи упоминались под различными названиями, но анализа их как целостного явления не проводилось. Целью настоящей работы является характеристика низкотравных каменистых степей Хакасии.

Низкотравные каменистые степи распространены в центральной и южной частях Северо-Минусинской котловины. Они встречаются в областях развития куэстово-грядового и мелкосопочного рельефа на стыке степного и лесостепного поясов (500—650 м над ур. м.). В нижней части лесостепного пояса (восточный макросклон Кузнецкого Алатау) они приурочены к областям моноклинально залегающих осадочных пород нижнего карбона, среднего и верхнего девона (Мистрюков, 1988). Каменистые степи занимают небольшие площадки между выходами коренных пород на вершинах и выпуклых частях крутых южных склонов. По мере приближения к северной границе распрбстранения (широтное течение р. Печище — оз. Учум — северный макросклон Копьевского купола) описываемые степи встречаются все реже и занимают небольшие площадки на выпуклых склонах световых экспозиций. Подобные местообитания они занимают и на Батеневском кряже. В степном поясе Северо-Минусинской котловины низкотравные степи являются характерным, но незначительным по площади элементом растительного покрова мелкосопочных массивов севернее оз. Беле и хребта Чабалдак, где они встречаются на плоских щебнистых вершинах сопок. В Южно-Минусинской котловине (низкогорный массив Саксары, Уйбатская степь) обедненный блок характерных видов низкотравных каменистых степей иногда присутствует в сообществах настоящих многозлаковых степей (Положий, Мальцева, 1973; Растительный..., 1976). Описываемые степи непосредственно контактируют с луговыми разнотравно-злаковыми степями, преобладающими по площади и образующими фон.

Климат в пределах нижней части лесостепного пояса Северо-Минусинской котловины может быть охарактеризован как континентальный с длительной холодной зимой и сравнительно коротким жарким летом. Сумма активных температур составляет 1600—1700 °С. На южных склонах она выше на 100—300 °С и соответствует сумме температур степного пояса. Годовое количество осадков (350 мм) примерно равно испаряемости. Наибольшее количество осадков выпадает во второй половине лета. Гидротермический режим южных выпуклых склонов сильно отличается от такового топологически близких экотопов, занимаемых горными луговыми и настоящими разнотравными степями. Он характеризуется повышенным количеством прямой солнечной радиации, большими амплитудами суточных температур воздуха и поверхностных слоев горных пород, а также недостатком влаги из-за быстрого стока дождей и практически полного отсутствия снежного покрова (Маскаев, 1973).

Низкотравные каменистые степи приурочены к крыльям моноклинальных складок, где пласты горных пород залегают почти перпендикулярно к плоскости склона, следствием чего является возникновение ступенчатого террасовидного рельефа. Они занимают наклонные площадки на «ступеньках». Почвы неразвитые, щебнистые, дерново-карбонатные. Щебнистость сильно варьирует (от 20 до 70 %), с этим связано изменение общего проективного покрытия. Сообщества отличаются разреженным и невысоким двухъярусным травостоем. Среди сочно-зеленого пышного злаково-разнотравного окружения каменистые степи выделяются бледно-серыми, сизоватыми оттенками. Этому не в последнюю очередь способствует развитие небольших плотных куртин *Androsace dasyphylla*, *Potentilla acaulis*, практически не возвышающихся над пересыпанной щебенкой почвой, и седоватых низкорослых дерновинок *Festuca lenensis*. Некоторое оживление вносит обильно цветущий чабрец, напоминающий миниатюрные округлые клумбы, в начале же лета разноцветье степи образуют *Arctogeron gramineum* и *Androsace dasyphylla*. Проективное покрытие травостоя в среднем составляет 50 % (30—60 %). Первый ярус (до 40—45 см выс.) в большинстве описанных сообществ представляет собой разобщенные группы дерновин *Elytrigia geniculata*, *Festuca sibirica* и *Stipa krylovii*. Общее проективное покрытие яруса не превышает 15 %. Основная масса травостоя сосредоточена во втором ярусе (до 15 см

выс., причем более трети — до 5 см). Он образован преимущественно растениями плотнодерновинных (злаки и осоки), стержнекорневых многоглаво-каудексовых, стелющихся полукустарничковых жизненных форм (рис. 1). Второй ярус разделяется на 2 подъяруса, высотная граница между которыми проходит на рубеже 5 см. В первом подъярусе (средняя высота 8—10 см) доминируют *Festuca lenensis*, *F. pseudovina*, *Carex pediformis* и *Kobresia filifolia*. В нижнем подъярусе сосредоточено ксеропетрофильное низкотравье, характерное для исследованного типа степей: *Androsace dasyphylla*, *Arctogeron gramineum*, *Oxytropis intermedia*, *Thymus serpyllum* s. l.

Горизонтальную и вертикальную структуру сообществ определяет небольшая группа константных высокообильных видов: *Kobresia filifolia*, *Carex humilis*, *Festuca lenensis*, *Thymus serpyilum* s. l., *Androsace dasyphylla*, *Carex pediformis*, *Arctogeron gramineum*, *Festuca sibirica*. В качестве непостоянных содоминантов отмечены *Stipa krylovii*, *Elytrigia geniculata*, *Gypsophila patrinii*, *Festuca pseudovina*, *Oxytropis intermedia*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana pygmaea*, *Koeleria cristata*, *Pulsatilla turczaninovii*.

Для экологического анализа флоры низкотравных каменистых степей (по 35 геоботаническим описаниям) была разработана система эколого-ценотических элементов степной флоры Хакасии (Юрцев, Камелин, 1987; Королюк, 1996) на основании обработки более 400 описаний степей и остепненных лугов. В сложении сообществ низкотравных каменистых степей ведущие роли играют следующие экоценоэлементы.

1. Петрофитностепной эколого-ценотический элемент флоры (ЭЦЭФ) объединяет группу облигатных и факультативных ксеропетрофитов, высококонстантных в сообществах каменистых степей степного и лесостепного поясов (см. таблицу).

2. Умеренно-влажностепной ЭЦЭФ представлен видами, характерными для настоящих разнотравных степей и луговых степей в понимании сибирских ботаников (Растительный..., 1976). Близость флористического состава и общность эдификаторов (*Helictotrichon desertorum*, *Poa transbaicalica*, *Festuca pseudovina*) заставляют нас вслед за Е. А. Волковой (1994) рассматривать их в ранге единого синтаксона умеренно влажных горных степей. Достаточно хорошо этот экоценоэлемент представлен и в каменистых вариантах степей лесостепных ландшафтов.

3. Умеренно-сухостепной ЭЦЭФ объединяет степные ксерофильные виды, константные в настоящих дерновиннозлаковых степях преимущественно степного пояса и их петрофитных вариантов (умеренно сухие горные степи, по Е. А. Волковой, 1994). Активность видов данного элемента заметно снижается в настоящих разнотравных и еще более — в луговых степях.

4. Общестепной ЭЦЭФ представлен во всех типах степей Хакасии.

Географический анализ ценофлоры подчеркивает южносибирскую природу низкотравных каменистых степей. Основная ее часть (64 %) представлена азиатскими видами (рис. 2).

На наш взгляд, описываемые степи заслуживают выделения в качестве особой ассоциации в системе эколого-флористической классификации. По нашим данным, ассоциация включает в себя все сообщества низкотравных каменистых степей Северо-Минусинской котловины.

Ассоциация **Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis ass. nov.**

Диагностические виды: *Allium stellerianum*, *Androsace dasyphylla*, *Arctogeron gramineum*, *Festuca lenensis*, *F. sibirica*, *Hedysarum turczaninovii*, *Kobresia filifolia*, *Minuartia verna*, *Oxytropis intermedia*.

Номенклатурный тип ассоциации: оп. 140 (оп. 7 в таблице).

Субассоциация Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis subass. caricetosum humilis.

Диагностические виды: *Carex humilis*, *Polygala tenuifolia*, *Silene jeniseensis*.

Номенклатурный тип субассоциации: оп. 140 (оп. 7 в таблице), Хакасия, Ширинский р-н, в 2 км юго-западнее с. Катюшкино, нижняя треть юго-восточного склона

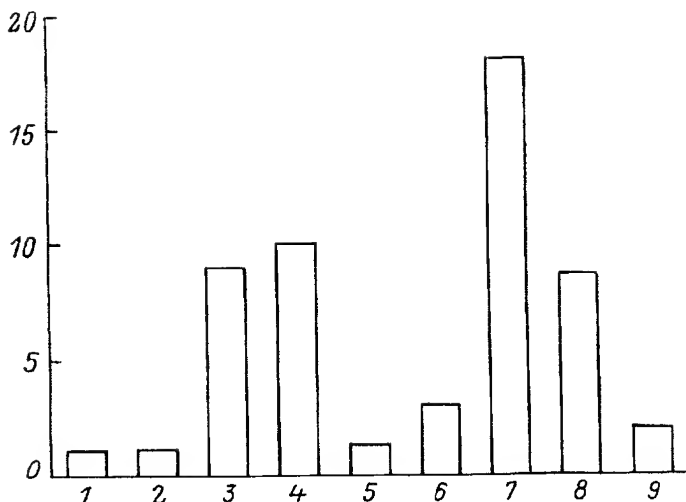


Рис. 1. Участие различных жизненных форм в сложении сообществ низкотравных каменистых степей.

По оси абсцисс — жизненные формы (по: Серебряков, 1964): *1* — кустарник геоксильный, *2* — полукустарничек прямостоячий, *3* — полукустарничек стелющийся; травянистые многолетники: *4* — стержнекорневой, *5* — подушковидный, *6* — короткокорневищный, *7* — плотнокустовой дерновинный, *8* — рыхлокустовой дерновинный, *9* — длиннокорневищный. По оси ординат — проективное покрытие, %.

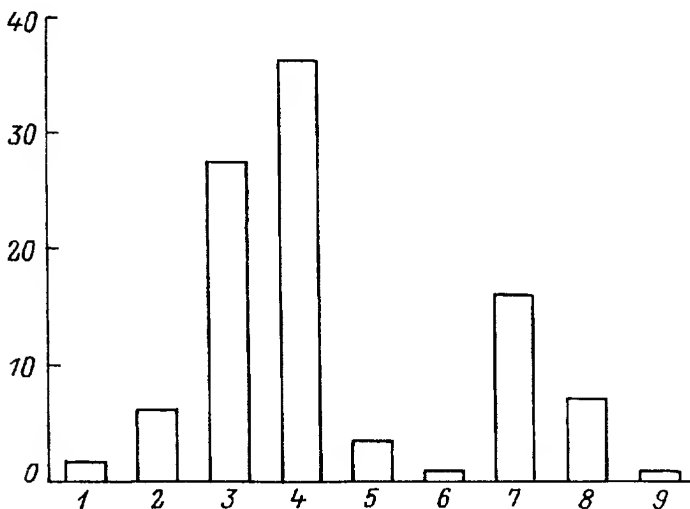


Рис. 2. Ареалогический спектр ценофлоры низкотравных каменистых степей.

По оси абсцисс — ареалы (по: Растительный..., 1976): *1* — космополитный, *2* — голарктический, *3* — евразийский, *4* — североазиатский, *5* — центральноазиатский, *6* — азиатско-американский, *7* — восточносибирский, *8* — алтае-саянский, *9* — приенисейский. По оси ординат — количество видов, %.

гряды, автор — А. Ю. Королюк, 2 VII 1994 г. Субассоциация является номенклатурным типом ассоциации.

Отсутствие хорошо проработанной эколого-флористической классификации степей Южной Сибири затрудняет определение синтаксономического положения ассоциации. Из двух устоявшихся степных классов Евразии — Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 1943 и Cleistogenetea squarrosae Mirk. et al. 1986 — ассоциация ближе ко второму, что подчеркивается ареалогическим спектром ее ценофлоры. Нами она

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Общее проективное покрытие, %	45	50	50	50	60	55	45	50	35	40	50	70	45	30	20	90	35	70	35	65	
Число видов	27	44	26	48	59	62	46	41	39	32	38	53	51	58	47	57	52	57	61	54	
Диагностические виды субасс. Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis caricetosum humilis																					
Carex humilis	.	.	.	.	2	2	2	1	2	2											31
Polygala tenuifolia	.	+	+	+	+	+	.	.	+	.											43
Silene jeniseensis	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+			1	+		+				66
Диагностические виды субасс. Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis helictotrichetosum desertori																					
Bupleurum multinerve (O)											1	2	+	1	+	2	+	2	.	.	37
Helictotrichon desertorum (O)											3	1	4	3	1	1	.	2	1	2	37
Pedicularis sibirica											1	+	.	.	1	+	+	+	.	+	26
Sanguisorba officinalis											+	+	.	.	+	+	.	+	.	.	14
Scorzonera radiata											+	+	2	1	+	2	+	+	.	+	37
Tephroseris integrifolia											.	.	+	.	+	+	+	+	.	+	20
Диагностические виды ассоциации																					
Allium stellerianum		+		+	+	+	+	+	1	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+		77
Androsace dasyphylla	+	1	1	+	+	1	2	3	1	2	+	1	2	2	+		+		1	+	91
Arctogeron gramineum	1	1	1	1	2		1	+	1	1		1		1	1		1	+			69
Festuca lenensis	1	1	1	2				1	1						1	1	2	2	1		51
F. sibirica	1	+	+	2	2	1	+			+	2	4	+	+	1	3	1	1	1		66
Hedysarum turczaninovii		1	1				1	+	+	+			+	1						+	34
Kobresia filifolia	1	2	4	1	1	1	2	+	+	2	3				1	3		3		2	57
Minuartia verna				+	1		+	+	1	1					1		+				43
Oxytropis intermedia	1			+		+		+					+	+	+		+	+			49
Петрофитностепной эколого-ценотический элемент флоры (ЭЦЭФ)																					
Alyssum lenense		+		+	+	+	+	+	+	+			+	+	+		+	+	1		66
A. obovatum		+		+		1	+	+	+	1		+	+	+	+	+	+	+	+		66
Delphinium grandiflorum					+		+	+		+			+	+			+				29
Dendranthema zawadskii		+		+		+	1	+	1	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	66
Elytrigia geniculata (V)	+	+	1	1	+	1	1	+	1	1		3		2	1	1	1	2	2	+	89
Eritrichium pectinatum		+		+	+	+		+	+		+	1		+		+			+	+	63
Euphorbia subcordata		+	+	+	+	+						+	+	+		+		+	+	+	26
Gypsophila patrinii	1	1	1	1	1	1	1	1		+	+	+	1	+	+	+	+	1	+	+	89
Kitagawia baicalensis	1	+		1	+	+	+	+	+	1	+	+	+	1	1	+	1	+	+	+	97
Orostachys spinosa (V)	+				+		+					+	+	+	+		+	+	+		49
Potentilla sericea	1	1	1	1	1	+	1	+	+	+	+	+	2	2	1				+	1	89
Pulsatilla turczaninovii				1	+	+	+	+	+	+			3	2			+		+	+	57
Saussurea salicifolia		+	+			1	+					+							+	1	29
Stevenia alyssoides	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	1	+	1	1	+	100
Thymus serpyllum s. l.	2	1	1	1	2	+	2	3		2	+	2	2	2	2	+	1	2	2	1	97

Продолжение таблицы

Номер описания	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	
Veronica pinnata		+		+	+	+	+	+						+	+		+	+	+		63
Youngia tenuifolia	1	+	+	+	+	+	1	+	1	1	+	1	2	1	+	+	1	+	+		89
Умеренно-влажностепной ЭЦЭФ																					
Adenophora lamarckii					+	+	+	+	+							+		+	+		29
Artemisia tanacetifolia				+		+						3				+	+			+	29
Aster alpinus		+	+	1	+	+	+	+	+	1	1	1	+	+	+	1	+	1	+	+	89
Carex pediformis (V)	2	2	1	3	1	+						3	4	2	+	+	2	1	2	2	83
Gentiana decumbens		+	+												+	+	+	+		+	37
Hedysarum gmelinii	1	+			+	+	+				+	2	+	2	+	2	+	1	1	1	74
Helictotrichon schellianum					+	+	+					+								+	31
Iris ruthenica				1	1	1	+		+		+	1					+		+	+	46
Leibnitzia anandria		+			+	+						+				+		+	+		34
Linum perenne		+	+		+								+	1		+		+	+	1	40
Poa transbaicalica				+	+	+		1	1	+		1				1					37
Polygala sibirica		+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	1	+	+	+	69
Pulsatilla patens	+	+		+	1						+	1	+		+	1	+	1	+		49
Thalictrum foetidum	+	+	+	1	1	1	1	+	1	1	+	2	1	+	+	+	1	2	1	+	100
Умеренно-сухостепной ЭЦЭФ																					
Artemisia frigida (V)	1				+	1	+						1	+			2		1	1	57
Caragana pygmaea (V)					1	+	+	+	+			3	2								34
Goniolimon speciosum	+	+		+				+					+	+	1	+	1	1	1	+	69
Potentilla acaulis (V)		+		+	+	1	+	+	1		+			+				+	1	+	71
Stipa krylovii	+	2	+	1	1	2	1	1	1							2		2	2	2	74
Общестепной ЭЦЭФ																					
Artemisia commutata	+	+	+	1	1	1	+	+	1		+	+	+	+	1	1	+	2	1	1	91
A. gmelinii					+	+	+		+			4	+						+		46
Bupleurum scorzonerifolium		+		+	+	1	+		+								1		+	1	49
Campanula sibirica						+					+			+	+	1		+			17
Dianthus versicolor (O)					+	+		+				+	+	+	+	+	+	+			46
Festuca pseudovina		+		+	2	+	1		+	1		1	3	+						+	57
Galium verum (O)	+				1	+	+	+	+			2	1	2		+	+	+	+	+	74
Koeleria cristata					+	1	1	+	1	+		1	2	1	2	1	2	2	3	+	80
Leontopodium ochroleucum		+	+	+	+	+			+	+	+				1	1		2	+	+	51
Scabiosa ochroleuca					+	+					+		+			+		+	+	+	29
Schizonepeta multifida (O)					+	+	+					+	1	+	+	1		+	+	+	69
Scutellaria scordiifolia				+	+	+	+												+	+	31
Thalictrum petaloideum				+	+										+	+		+		+	23
Veronica incana (O)													1		+	+		1		+	23

Примечание. В последнем столбце таблицы указана встречаемость видов, %, по данным 35 описаний V — диагностические виды союза Caraganion altaicae, O — порядка Stipetalia sibiricae. Проективное покрытие «+» — менее 1 %, «1» — 1—4 %, «2» — 5—9 %, «3» — 10—24 %, «4» — 25—49 %. Все описания выполнены на территории Хакасии: *1—3, 20* — Орджоникидзевский р-н, окр. с. Устинкино (А. Ю. Королюк, 7 VII 1994); *4—10* — Ширинский р-н, между селами Катюшкино и Чалгыстаг (А. Ю. Королюк, 1—2 VII 1994); *11* — Орджоникидзевский р-н, окр. с. Агаскыр (Н. И. Макунина, 7 VII 1994); *12—14* — Ширинский р-н, окр. с. Подзаплот (Н. И. Макунина, 14—15 VII 1994); *15—19* — Ширинский р-н, окр. с. Джирим (Н. И. Макунина, 23—24 VII 1994).

Встречены в 1—20 описаниях (далее при номере описания указано проективное покрытие вида — от «1» до «4», в случае «+» знак не ставился): *Achnatherum sibiricum (19), Aconitum barbatum (12), Adenophora coronopifolia (10-1), A. stenanthina (4, 19), A. tricuspidata (12), Agropyron cristatum (6, 8-1, 9, 20), Allium strictum (16, 19), A. ramosum (12), A. vodopjanovae (14), Artemisia glauca (6, 18), A. sericea (11, 12-2, 17), Astragalus depauperatus (14), A. testiculatus (14), Bupleurum bicaule (19), Carex duriuscula (2, 11), Castilleja pallida (16, 18), Cerastium arvense (13-2, 14, 17-2), Chamaerhodos erecta (5),*

отнесена к союзу Caraganion altaicae Arbuzova et Zhitl. 1987 порядка Stipetalia sibiricae Arbuzova et Zhitl. 1987. Генетически данный тип степей связан с плейстоценовым тундрово-степным комплексом (Крашенинников, 1937), который впоследствии обогатился лугово-степными евразийскими видами. Низкотравные каменистые степи непосредственно контактируют с сообществами, близкими к порядку Helictotricho-Stipetalia Toman 1969 класса Festuco-Brometea, объединяющему богаторазнотравные и луговые степи Казахстана и Западной Сибири. Обогащение флористическими элементами этих синтаксонов, по-видимому, произошло после распада растительных ландшафтов плейстоценовой холодной лесостепи, в которой криоксерофитные низкотравные степи занимали не последние позиции и, вероятно, фитоценотически были близки к современным южносибирско-монгольским аналогам: сообществам порядка Festucetalia kryloviano-tschujensis Korolyuk et Namzalov 1994 (Королюк, Намзалов, 1994), криофитным степям Монгольского Алтая (Волкова, 1994).

По мере увеличения обшей увлажненности, связанной с микроклиматическими условиями, происходит изменение структуры и состава низкотравных каменистых степей. Они обогащаются степным и лугово-степным разнотравьем: *Scorzonera radiata*, *Bupleurum multinerve*, *Scabiosa ochroleuca*, *Veronica incana*. Меняется и ярусная структура. Хорошо выражен первый ярус, сложенный *Elytrigia geniculata* и *Helictotrichon desertorum*, его высота составляет 40—50(70) см. Во втором ярусе 10—20 см выс. доминируют *Koeleria cristata*, *Carex pediformis* и петрофильное разнотравье: *Thymus serpyllum* s. l., *Pulsatilla turczaninovii*, *Youngia tenuifolia*, *Gypsophila patrinii*, *Potentilla sericea* и др. Сообщества топологически, флористически и по фитоценотической структуре занимают переходное положение к богаторазнотравным умеренно влажным степям, являющимся поясно-зональным типом лесостепного пояса. Нами они выделяются в качестве особой субассоциации.

Субассоциация Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis subass. helictotrichetosum

Диагностические виды: *Helictotrichon desertorum*, *Bupleurum multinerve*, *Pedicularis sibirica*, *Sanguisorba officinalis*, *Scorzonera radiata*, *Tephroseris integrifolia*.

Номенклатурный тип: оп. 130 (оп. *15* в таблице), Хакасия, Ширинский р-н, в 7 км северо-восточнее с. Джирим, хребет Чабалдак, каменистая вершина гряды, автор Н. И. Макунина, 23 VII 1995.

Сообщества субассоциации довольно широко распространены в пределах лесостепного высотного пояса. Они представляют собой более влажный лугово-степной вариант типичной субассоциации.

Анализ литературных данных, крупномасштабных геоботанических карт на территорию Хакасии и юг Красноярского края, а также собственные наблюдения позволяют ограничить ареал ассоциации лесостепными ландшафтами (в составе лесостепного и степного высотных поясов) Северо-Минусинской котловины южнее широтного отрезка р. Чулым. Наиболее полно низкотравные каменистые степи

Clausia aprica (13, 14), Cleistogenes squarrosa (6, 8, 9), Coluria geoides (13-2), Cotoneaster melanocarpus (12-4, 13, 14-3, 19), Draba cana (13, 14, 15, 16), D. nemorosa (14, 15), Dracocephalum discolor (2, 7, 14, 20-2), D. peregrinum (7, 19-2), Ephedra monosperma (1, 10, 12, 19), Erysimum flavum (5, 10, 12, 14), Euphorbia discolor (11, 16, 19), Euphrasia officinalis s. l. *(16, 18), Galatella angustissima (14, 20), G. macrosciadia (6, 17), Galium boreale (11), Gentianopsis barbata (4, 5, 6, 8), Hedysarum neglectum (4), Heteropappus altaicus (8, 14, 19-2, 20-2), Iris humilis (2, 19, 20), Kochia prostrata (14), Lappula squarrosa (19), Lilium pumilum (4, 6, 16), Lupinaster pentaphyllus (17), Noccaea cochleariformis (5, 10), Onosma simplicissima (6, 19), Orobanche coerulescens (4, 5, 6), Oxytropis campanulata (16, 17, 18), O. muricata (6-2, 7), O. strobilacea (5), Panzerina lanata (19), Patrinia rupestris (11, 13), P. sibirica (4, 7, 15, 17), Pedicularis myriophylla (2, 3), Peucedanum vaginatum (15, 17), Phelipanche lanuginosa (18), Phlojodicarpus sibiricus (9-2, 10, 17), Phlomoides tuberosa (6, 20), Poa angustifolia (12-2, 13, 14), P. botryoides (20), Polygala comosa (11), Polygonatum odoratum (19), Potentilla bifurca (1, 20-1), P. elegantissima (16, 17-3, 18, 19), P. tanacetifolia (13), Primula cortusoides (12, 16, 18), Rumex thyrsiflorus (13-2), Saussurea controversa (12-3), Senecio ambraceus (13), S. erucifolius (5, 6), Serratula marginata (11, 14, 17, 18), Seseli libanotis (18), Silene graminifolia (19), S. repens (1, 2, 16, 18), Stellaria cherleriae (18), Stipa capillata (11), Thalictrum minus (2, 12, 16), Thermopsis lanceolata (19, 20), Thesium refractum (4, 5, 11, 20), Valeriana officinalis (13, 14, 16), Veratrum nigrum (12, 16), Veronica krylovii (11), Vicia nervata (12-2, 17), Viola dissecta (12).*

охарактеризованы в коллективной монографии «Растительный покров Хакасии» (1976). Анализ конкретных описаний «тундростепей» гор Южной Сибири из работы И. М. Красноборова (1986) показывает, что только дриадовая «тундростепь» с горы Пистал (Аскизский р-н, описание Э. А. Ершовой и Ю. М. Маскаева) может быть отнесена к выделенной нами ассоциации. Это предполагает распространение данного типа степей и в Южно-Минусинской котловине (отроги Абаканского хребта). Косвенные свидетельства об ареале данного типа степей можно получить, анализируя географическое распространение комбинации диагностических видов. На исследованной территории проходят западные границы ареалов *Androsace dasyphylla*, *Festuca sibirica*, *Arctogeron gramineum*. Такие растения, как *Festuca lenensis*, *Kobresia filifolia*, *Minuartia verna*, распространены и в Горном Алтае, но следует отметить, что типчак здесь встречается лишь в криофитных степях. Основная часть ареала эндемичного *Hedysarum turczaninovii* приходится на верхнюю часть бассейна р. Енисей. Степная евразийская осока *Carex humilis* на территории Сибири кроме Хакасии встречается на Северном и Западном Алтае, где является характерным элементом степных сообществ.

Низкотравные каменистые степи асс. Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis являются характерным компонентом лесостепного ландшафта Хакасии. На территории Южной Сибири они имеют ограниченный ареал, основная часть которого располагается на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау. Некоторые сообщества ассоциации нуждаются в охране в силу своей редкости. В первую очередь это относится к степям с участием *Dryas oxyodonta* (Растительный..., 1976; Красноборов, 1986; Ершова, Намзалов, 1990), которые можно рассматривать как особую фацию в составе выделенной нами ассоциации. Низкотравные каменистые степи имеют исключительно важное научное значение как сообщества, отражающие становление степной растительности Сибири в плейстоцене.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова Е. А. Ботаническая география Монгольского и Гобийского Алтая. СПб., 1994. 131 с.

Ершова Э. А., Намзалов Б. Б. Степные сообщества Сибири, нуждающиеся в охране // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1990. Вып. 1. С. 42—49.

Королюк А. Ю. Растительность степных мелкосопочных массивов верхнего течения р. Алей // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1996. С. 126—138.

Королюк А. Ю., Намзалов Б. Б. Криофитные степи гор юга Сибири // Сибирский экологический журнал. 1994. Т. 1. № 5. С. 475—481.

Красноборов И. М. О «тундростепях» на юге Средней Сибири // Растительный покров высокогорий. Л., 1986. С. 131—136.

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника. 1937. № 4. С. 16—45.

Маскаев Ю. М. Каменистые степи северной Хакасии и пути их рационального использования // Охрана горных ландшафтов Сибири. Новосибирск, 1973. С. 147—152.

Мистрюков А. А. Назарово-Минусинская межгорная впадина // Рельеф Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. С. 71—96.

Намзалов Б. Б. Степи Южной Сибири. Новосибирск; Улан-Удэ, 1994. 309 с.

Положий А. В., Мальцева А. Т. К познанию флоры и растительности горного массива Саксары (Хакасия) // Изв. Томск. отд. Всесоюз. бот. о-ва. 1973. Т. 6. С. 45—58.

Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 423 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 242—266.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 18 III 1997

SUMMARY

The detailed description of short grass stony steppes of the North Minusinsk Basin is given for the first time. Patterns of their spatial distribution have been determined, their horizontal and vertical structures have been fully considered, ecological and geographical analyses of the coenoflora of these steppes have been made. The short grass stony steppes are described as an independent association within the system of ecological-floristic classification. The association Androsaco dasyphyllae–Caricetum pediformis ass. nov. is subdivided into two subassociations, caricetosum humilis and helictotrichetosum.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.951.6 (479)

© А. Л. Буданцев

КОНСПЕКТ РОДА *VERBASCUM* (*SCROPHULARIACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

A. L. BUDANTSEV. A CHECKLIST OF THE GENUS *VERBASCUM* (*SCROPHULARIACEAE*) OF THE FLORA OF CAUCASUS

По результатам изучения гербарных коллекций составлен конспект видов рода *Verbascum* во флоре Кавказа. В конспект вошло 42 вида (исключая гибридные), из которых 8 — эндемики. Составлен для их определения. Кратко рассмотрены особенности географического распространения кавказских представителей рода.

Род *Verbascum* L. — коровяк — по числу видов занимает одно из ведущих мест в семействе норичниковых во флоре Кавказа. На этой территории он представлен 42 видами (исключая гибридные), из которых 8 — эндемики.

Область распространения *Verbascum* занимает обширную территорию от Северной Африки до Центральной и Восточной Азии. Наибольшее число его видов приходится на Малую Азию и Балканы. Этот род, насчитывающий свыше 400 видов, представляет собой классический пример, когда географический центр ареала почти совпадает с центром видового разнообразия. От центра к периферии число видов заметно падает. Так, например, в горной Средней Азии (включая Копетдаг и Восточный Казахстан) встречается только 13 видов (Буданцев, Кузьмина, 1986), из которых 9 — общие с кавказскими.

Неравномерность распределения видов *Verbasum* наблюдается и на Кавказе. Основное ядро здесь составляют виды, ограниченные Закавказьем (22 вида). При этом такие виды, как *V. alpigenum* C. Koch, *V. spectabile* Bieb., эндемики *V. sessiliflorum* Murb. и *V. adzharicum* Gritzenko, встречаются на западе или северо-западе Закавказья. *V. punalense* Boiss. et Buhse и *V. stachydiforme* Boiss. et Buhse распространены в горах Талыша. Ареалы подавляющего большинства остальных видов ограничены на Кавказе югом Закавказья.

Вторую по численности группу составляют виды, распространенные как на территории Большого Кавказа, так и в Закавказье. В эту группу входят 8 видов, в том числе *V. formosum* Fisch. ex Schrank, *V. saccatum* C. Koch, *V. gnaphalodes* Bieb., распространенные по Черноморскому побережью, и др.

Следующую группу образуют виды, ограниченные на Кавказе его западными районами, включая Предкавказье, Западный и Центральный Кавказ и Западное Закавказье. К ним относятся 5 видов, в частности *V. phlomoides* L., *V. lychnitis* L., *V. marschallianum* Ivanina et Tzvel., а также морфологически хорошо обособленный *V. pinnatifidum* Vahl, который встречается в Западном Предкавказье (Таманский п-ов) и в Абхазии.

Отдельную группу составляют 5 видов, произрастающих практически во всех районах Предкавказья, Кавказа и Закавказья. Из них *V. thapsus* L., *V. phoeniceum* L. и *V. blattaria* L. относятся к числу наиболее широко распространенных видов рода.

Собственно кавказских видов всего 2, и оба эндемичные: это один из немногих высокогорных видов *V. wilhelmsianum* C. Koch и *V. atroviolaceum* (Somm. et Levier) Murb., морфологически слабо отграниченный от *V. phoeniceum*.

Наконец, *V. ovalifolium* Donn ex Sims и *V. nigrum* L. обнаружены только в Предкавказье.

Более половины коровяков Кавказа (23) — ирано-туранские виды; евро-сибирских видов 12. Сравнительно высокая доля эвксинских элементов (6 видов), в то время как средиземноморских только 2 (*V. orientale* (L.) All. и *V. sinuatum* L.).

Далее предложен конспект видов во флоре Кавказа, который составлен по результатам изучения гербарных коллекций LE, BAK, ERE, TBI и TGM, а также личных сборов и наблюдений многих видов в естественных условиях их произрастания. Географическое распространение видов приводится в соответствии с районированием, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991).

Gen. *Verbascum* L. 1753, Sp. Pl. : 177; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 83. — *Celsia* L. 1753, Sp. Pl. : 621; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 272.

Лектотип: (Britton, Brown, 1913 : 173) *V. thapsus* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Тычинок всегда 4; растения без войлочного опушения, составленного ветвистыми или звездчатыми волосками . . . . 2.
\+ Тычинок 5, редко 4, но тогда растения войлочно опушенные . . . . 6.
2. Однолетники, цветоножки короче прицветных листьев . . . . . . 42. *V. orientale*.
\+ Двулетники, цветоножки длиннее прицветных листьев . . . . 3.
3. Листья голые, снизу с точечными железками, цветоножки при плодах около 1 см дл. . . . . 41. *V. agrimoniifolium*.
\+ Листья опушены простыми или железистыми волосками, цветоножки при плодах 1.5—2.5 см дл. . . . . 4.
4. Листья сероватые, опушенные длинными спутанными волосками, стебли в соцветии густо железистые . . . . 40. *V. megricum*.
\+ Листья зеленые, если сероватые, то от коротких прижатых волосков, стебли в соцветии с редкими мелкими железистыми волосками . . . . 5.
5. Нижние листья цельные, надрезанно-зубчатые или лировидно перисторазделыные с крупной конечной долей . . . . 38. *V. suworowianum*.
\+ Нижние листья перисторассеченные почти до основания на ланцетные или яйцевидно-ланцетные доли . . . . 39. *V. nudicaule*.
6. Пыльники передних тычинок длинно или коротко низбегающие . . . . 7.
\+ Пыльники передних тычинок почковидные, прикрепленные средней частью . . . . 17.
7. Растения зеленые, голые или железистые, лишенные войлочного опушения . . . . 8.
\+ Растения сероватые или желтовато-сероватые от плотного войлочного опушения . . . . 9.
8. Все растение густо покрыто железистыми волосками, прицветники длиннее цветоножек, коробочка 7—10 мм дл. . . . . 9. *V. macrocarpum*.
\+ Растение в нижней части голое, в соцветии железистое, прицветники короче цветоножек, коробочка 5—7 мм дл. . . . . 8. *V. blattaria*.
9. Цветки в пазухах прицветных листьев собраны в пучки . . . . 10.
\+ Цветки в пазухах прицветных листьев одиночные . . . . 14.
10. Стеблевые листья длинно низбегающие . . . . 11.
\+ Стеблевые листья на коротких черешках или сидячие, но не длинно низбегающие . . . . 12.
11. Пыльники передних тычинок приблизительно на половину длины нити низбегающие, цветоножки свободные, венчик 35—50 мм в диам. . . . . 2. *V. densiflorum*.
\+ Пыльники передних тычинок коротко (на 1/4 длины нити) низбегающие, цветоножки в основании сросшиеся со стеблем, венчик 10—20 мм в диам. . . . . 3. *V. thapsus*.

12. Нижние прицветные листья значительно длиннее цветков, растения беловойлочно опушенные . . . . 4. *V. georgicum.*
+ Нижние прицветные листья короче или едва превышают цветки, растения желтовато-войлочные . . . . 13.
13. Цветки почти сидячие, прицветники и доли чашечки по краям опушены железистыми волосками, венчик 18—25 мм в диам. . . . . 5. *V. sessiliflorum.*
+ Цветки на цветоножках 4—9 мм дл., прицветники и доли чашечки без железистых волосков, венчик 35—55 мм в диам. . . . . 1. *V. phlomoides.*
14. В основании цветоножки развиты 2 прицветничка . . . . 15.
+ Прицветничков в основании цветоножки нет . . . . 16.
15. Тычиночные нити свободные, опушенные желтоватыми волосками, венчик желтый . . . . 10. *V. ovalifolium.*
+ Тычиночные нити в основании сросшиеся в трубку 1—2 мм выс., опушенные фиолетовыми волосками, венчик в основании темно-фиолетовый, в остальной части желтый . . . . 11. *V. formosum.*
16. Нижние листья в основании сердцевидные или обрезанные, растения в соцветии опушены простыми волосками с примесью железистых, прицветники длиннее цветоножек . . . . 6. *V. spectabile.*
+ Нижние листья в основании клиновидные, растения в соцветии опушены железистыми и звездчатыми волосками, прицветники равны или короче цветоножек . . . . 7. *V. punalense.*
17. Цветки в соцветии одиночные . . . . 18.
+ Цветки в соцветии расположены пучками . . . . 23.
18. Растения плотно желтовато- или беловато-войлочно опушенные . . . . 19.
+ Растения не образуют плотного войлочка, зеленые или сероватые . . . . 21.
19. У основания цветоножки развиты 2 прицветничка, чашечка 7—10 мм дл. . . . . 32. *V. saccatum.*
+ Цветоножки без прицветничков, чашечка более короткая . . . . 20.
20. Стебли, особенно в верхней части, ребристые, тычинок большей частью 4, коробочка эллиптическая . . . . 33. *V. pyramidatum.*
+ Стебли более или менее округлые, тычинок 5, коробочка шаровидная . . . . 34. *V. oreophilum.*
21. Венчик желтовато-зеленый или фиолетовый с желто-зеленым оттенком . . . . 36. *V. flavidum.*
+ Венчик фиолетовый . . . . 22.
22. Растения образуют прикорневую розетку листьев на черешках 0.5—4.0 см дл., стебель слабо облиственный . . . . 35. *V. phoeniceum.*
+ Растения без прикорневой розетки листьев, стебли более или менее равномерно облиственные, нижние листья на черешках 4—10 см дл. . . . . 37. *V. atroviolaceum.*
23. Тычиночные нити опушены беловатыми или желтоватыми волосками . . . 24.
+ Тычиночные нити опушены пурпурно-фиолетовыми волосками . . . . 33.
24. Парциальные соцветия — дихазии с развитыми осями . . . 20. *V. szovitsianum.*
+ Оси дихазиев не развиты, цветки расположены пучками . . . . 25.
25. Прикорневые листья перистораздельные с надрезанно-зубчатыми долями . . . . 21. *V. pinnatifidum.*
+ Прикорневые листья цельные . . . . 26.
26. Соцветие — сложная колосовидная кисть . . . . 27.
+ Соцветие — сложная метелковидная кисть . . . . 29.
27. Растения плотно беловато- или желтовато-войлочно опушенные, листья цельнокрайные или неясно городчатые . . . . 28.
+ Растения рассеянно опушенные, листья дважды зубчато-городчатые, нижние в основании перистолопастные . . . . 14. *V. adzharicum.*
28. Все растение покрыто снежно-белым войлоком, опадающим хлопьями ко времени плодоношения, коробочка широкояйцевидная . . . . . . 15. *V. gnaphalodes.*

+ Растение покрыто желтовато-серым не опадающим войлоком, коробочка продолговато-эллиптическая . . . . 16. *V. stachydiforme*.
29. Листья цельнокрайные, прикорневые листья иногда по краю волнистые . . . . 30.
+ Листья зубчатые или городчатые . . . . 31.
30. Опушение желтоватое, чашечка 2—3 мм дл., коробочка цилиндрическая . . . . 19. *V. cheiranthifolium*.
+ Опушение серовато-желтоватое, чашечка 3—5 мм дл., коробочка продолговато-яйцевидная . . . . 17. *V. speciosum*.
31. Растения плотно серовойлочные, нижние листья неясно городчатые, верхние цельнокрайные, доли чашечки 6—10 мм дл. . . . . 18. *V. songaricum*.
+ Растения зеленые, доли чашечки 2—3 мм дл., все листья зубчатые или городчато-зубчатые . . . . 32.
32. Листья сверху зеленые, снизу сероватые, коробочка продолговато-яйцевидная, в 1.5—2.0 раза длиннее чашечки, пучки 4—6-цветковые . . . . 12. *V. lychnitis*.
+ Листья сверху и снизу зеленые, коробочка шаровидная или широко яйцевидная, равна или едва длиннее чашечки, пучки 2—3-цветковые . . . . 13. *V. alpigenum*.
33. Соцветие — сложная метелковидная кисть . . . . 34.
+ Соцветие — сложная колосовидная кисть . . . . 40.
34. Растение ветвистое почти от основания, прикорневые листья глубоко неравно выемчато-зубчатые, коробочка шаровидная . . . . 25. *V. sinuatum*.
+ Совокупность признаков иная . . . . 35.
35. В опушении прицветников и чашечки присутствуют железистые волоски . . . . 36.
+ Железистых волосков на прицветниках и чашечке нет . . . . 39.
36. Растения желтовато-войлочные, листья неясно городчатые, волнистые или цельнокрайные, пучки 2-, реже 1-цветковые . . . . 37.
+ Растения сероватые или зеленые, листья зубчатые или городчатые, пучки 3—7-цветковые . . . . 38.
37. Прицветники равны или едва короче цветоножек, доли чашечки 4—5 мм дл., коробочка продолговато-яйцевидная . . . . 31. *V. erivanicum*.
+ Прицветники в 3—4 раза короче цветоножек, доли чашечки 2—3 мм дл., коробочка яйцевидно-эллиптическая . . . . 30. *V. paniculatum*.
38. Соцветие с немногочисленными боковыми ветвями, растения сероватые, доли чашечки ланцетные, коробочка продолговато-яйцевидная . . . 28. *V. varians*.
+ Соцветие сильно ветвистое, растения зеленые, доли чашечки яйцевидно-эллиптические, коробочка шаровидная . . . . 26. *V. wilhelmsianum*.
39. Стеблевые листья зубчатые, доли чашечки линейно-ланцетные, в основании около 1 мм шир., венчик 15—20 мм в диам., нити передних тычинок под пыльником голые . . . . 33. *V. laxum*.
+ Стеблевые листья городчатые, доли чашечки треугольно-ланцетные, в основании 1.0—1.5 мм шир., венчик 20—25 мм в диам., нити передних тычинок под пыльником опушенные . . . . 22. *V. marschallianum*.
40. Растения в соцветии клейкие от густого железистого опушения . . . . 29. *V. hajastanicum*.
+ Растения без густого железистого опушения . . . . 41.
41. Растения зеленые, листья сидячие, не низбегающие, коробочка 4—5 мм дл., немного длиннее чашечки, венчик 18—20 мм в диам. . . . . . . 24. *V. nigrum*.
+ Растения густо клочковато опушенные, стеблевые листья низбегающие, чашечка и коробочка крупнее, венчик 25—30 мм в диам. . . . . 27. *V. gossypinum*.

Sect. 1. *Verbascum*.
Тычинок 5, пыльники передних тычинок низбегающие, задних — почковидные.

1. *V. phlomoides* L. 1753, Sp. Pl. : 1194.
Описан из Южной Европы («in Europa australis»).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сул.; ЦК: В.-Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗ: Ерев. (заносн.).

Указан для Н. Кур. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 456).

Атл., Центр., Южн., Юго-Вост. (Балканы, Крым), Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран); Сев. Азия (Зап. Сибирь.). Евро-сибирский элемент.

Образует гибриды с *V. speciosum* Schrad., *V. blattaria* L., *V. pyramidatum* Bieb.

2. *V. densiflorum* Bertol. 1810, Rar. Lig. Pl. 3 : 52. — *V. thapsiforme* Schrad. 1813, Monogr. Verb. 1 : 21.

Описан из Италии («in summitate montis Bruciana siti inter Carrariam et Massam»).

Указан для ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр. и ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЗЗ: Инг.-Рион. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 456; Галушко, 1980 : 73).

Атл., Сев., Центр. и Вост. Европа; Средиз. Евро-сибирский элемент.

Произрастание этого вида на Кавказе требует уточнения.

3. *V. thapsus* L. 1753, Sp. Pl. : 177.

Описан из Европы («in Europae glareosis sterilibus»).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев.; Т.

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Средиз.; Сев. (Зап., Вост. Сибирь), Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия (заносн.); Австралия (заносн.). Евро-сибирский элемент.

Образует гибриды с *V. gnaphalodes* Bieb., *V. pyramidatum, V. formosum* Fisch. ex Schrank.

4. *V. georgicum* Benth. 1846, in DC., Prodr. 10 : 228.

Описан из Грузии. Синтипы: «in Georgia Caucasica, Wilmsen, Prescott» (G, K).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (Турция). Ирано-туранский элемент.

Образует гибриды с *V. laxum* Filar. et Jav. (*V. × horticolum* Huber-Morath, 1965, Bauhinia, 2, 3 : 305), *V. speciosum* Schrad. (*V. × arpaczajicum* Bordz. 1931, Изв. Киев. бот. сада, 12—13 : 28), *V. songaricum* Schrenk, *V. hajastanicum* Bordz. (*V. × clinantherum* Bordz. 1931, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 4—5 : 45), *V. varians* Freyn et Sint.

5. *V. sessiliflorum* Murb. 1933, Monogr. Gatt. Verb. : 69.

Описан из Абхазии. Лектотип (Буданцев, h. l.): «Гагры, 5 VII 1911, И. Палибин, Н. Воробьев, № 850» (LE!).

ЗЗ: Абх. (басс. р. Бзыбь, Гагра, Пицунда).

Эндемик. Эвксинский элемент.

6. *V. spectabile* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 158.

Описан из Крыма («in Tauriae meridionalis montanis asperis circa praedium Sobla, ad fontes rini Salgir, in montibus supra Ulu-Ufer»).

СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл.

Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. Азия (Турция). Эвксинский элемент.

7. *V. punalense* Boiss. et Buhse, 1865, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 161.

Описан из Сев. Ирана. Тип: «Am Tschafrud Ufer bei Punal (Gilan), 2 IV 1848, F. Buhse» (G?).

Т.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран). Ирано-туранский элемент.

8. *V. blattaria* L. 1753, Sp. Pl. : 178.

Описан из Южной Европы («in Europae australioris locus argillaceis»).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Занг.; Т.

Указан для Тер.-Сулак (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 468).

Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев. (Зап. Сибирь), Юго-Зап. и Ср. Азия; Сев. и Южн. Америка (заносн.). Евро-сибирский элемент.

9. *V. macrocarpum* Boiss. 1853, Diagn. Pl. Or. ser. 1, 12 : 6.

Описан из Ирана. Синтипы: «Persiae borealis, prope pagum Dervent montis Elburs, 1843, Kotschy, N 715; in Persiae australi, 1842, Kotschy, N 926» (G).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах.

Юго-Зап. (вост. Турция, Ирак, Иран, Пакистан (Читрал)), Ср. Азия. Ирано-туранский элемент.

10. *V. ovalifolium* Donn ex Sims, 1807, Curtis' s Bot. Mag. 26 : tab. 1037.

Описан по культурным экземплярам, выращенным из семян, собранных на Кавказе («Montes Caucasi»).

ЗП: Аз.-Куб. З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.

Вост., Юго-Вост. (Балканы, Причерн., Крым.) Европа. Евро-сибирский элемент.

11. *V. formosum* Fisch. ex Schrank, 1819, Pl. Rar. Hort. Monac. 1 : 22.

Описан из Грузии. Тип: «Iberia, herb. Fischer» (LE!).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд.

Эндемик. Ирано-туранский элемент.

Sect. 2. *Lychnitis* Griseb. 1844, Spic. Fl. Rumel. 2 : 45.

Тычинок 5, реже 4, все пыльники почковидные.

12. *V. lychnitis* L. 1753, Sp. Pl. : 147.

Описан из Европы («in Europae ruderalis cultis»).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр., ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. В. Сулак; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл.

Атл., Центр., Вост., Южн., Юго-Вост, Европа; Средиз.; Сев. Азия (Зап. Сибирь); Сев. Америка (заносн.). Евро-сибирский элемент.

Образует гибриды с *V. phoeniceum* L. и *V. pyramidatum* Bieb.

13. *V. alpigenum* C. Koch, 1849, Linnaea, 17 : 724.

Описан из Турции («Im pontischen Hochgebirge auf Urgestein, 5500—7000 ft.») (B?).

ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЮЗЗ: Месх.

Указан для Абх. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 464).

Юго-Зап. Азия (Турция). Эвксинский элемент.

14. *V. adzharicum* Gritzenko, 1968, Новости сист. высш. раст. 1968 : 185.

Описан из Аджарии. Тип: «Аджаро-Гурийский хр., гора Тагинаури, 22 VII 1941, А. Дмитриева» (LE!).

ЗЗ: Адж.

Эндемик. Эвксинский элемент.

15. *V. gnaphalodes* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 152. — *V. eriorhabdon* Boiss. 1860, in Tchih., As. Min. Bot. 2 : 4.

Описан из Крыма («in Tauria maxime meridionali circa pagum Jaltam»).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЮЗЗ: Месх.

Юго-Зап. Азия (Турция). Эвксинский элемент.

Вслед за S. Murbeck (1933) Б. А. Федченко (1955) и Л. М. Кемулярия-Натадзе (1967) приводят для некоторых пунктов Черноморского побережья Кавказа *V. eriorhabdon* Boiss., который был описан по сбору Чихачева из Керазонда, в 120 км западнее Трабзона. Этот вид отличается от *V. gnaphalodes* более тонкими ветвями соцветия и цилиндрической коробочкой, почти наполовину превышающей чашечку. Наши многочисленные наблюдения последнего в естественных условиях произрастания показали нецелесообразность рассмотрения форм по этим признакам в ранге самостоятельного вида ввиду широкого размаха изменчивости *V. gnaphalodes*.

Образует гибриды с *V. sinuatum*.

16. *V. stachydiforme* Boiss. et Buhse, 1865, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12 : 159.

Описан из Талыша. Тип: «Im Talyschgebirge bei Achewar auf Brachfeldern und an durren Abhangen, 30 VIII 1847, F. Buhse, N 842a» (LE!)

Т.

Эндемик. Ирано-туранский элемент.

17. *V. speciosum* Schrad. 1809, Hort. Gotting. : 22, tab. 16. — *V. drymophiloides* Gritzenko, 1968, Новости сист. высш. раст. 1968 : 189. — *V. drymophilum* auct. non Huber-Morath : Габриэлян, 1987, Фл. Арм. 8 : 218.

Описан из Австрии («in Austria»)

ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Центр., Вост., Юго.-Вост. Европа; Средиз.; Юю-Зап. Азия (Турция, сев. Ирак, Иран); Сев. Америка (заносн.).

Ирано-туранский элемент.

Образует гибриды с *V. songaricum* Schrenk, *V. varians* (*V.* × araratense Huber-Morath, 1960, Bauhinia, 1, 3 : 346) .

V. drymophiloides — весьма сомнительный вид, который, по мнению Н. В. Гриценко (1972), отличается от *V. speciosum* ланцетными, продолговато-ланцетными, а не широколанцетными или эллиптическими нижними листьями, продолговато-сердцевидными, а не сердцевидными средними листьями и удлиненно-обратнояйцевидным, а не обратнояйцевидным рыльцем. Он известен только по типовому материалу, которого в гербарии LE не оказалось. По нашим исследованиям многочисленной популяции *V. speciosum* в Армении (окр. г. Горис), откуда был описан *V. drymophiloides*, можно заключить, что последний представляет собой не более чем форму *V. speciosum*.

В отношении *V. drymopilum*, который приводится во «Флоре Армении» (Габриэлян, 1987) по предварительному определению A. Huber-Morath экземпляра из Зангезурского хребта, мы придерживаемся более поздней точки зрения этого автора (Huber-Morath, 1978), который считает его эндемиком Лазистана.

18. *V. songaricum* Schrenk, 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk, 1 : 26.

Описан из Казахстана Тип: «Ad radicem mont. Karatau, 11 VI 1840, Schrenk» (LE!).

ЗЗ: Рион.-Квир.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. (вост. Турция, Ирак, Иран), Ср. Азия. Ирано-туранский элемент.

19. *V. cheiranthifolium* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 4 : 56.

Описан из Турции («in pratis regionis alpinae in Cadmo orientali supra Colossam et Tmolo superiori»).

ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран), Ср. Азия (Туркменистан). Ирано-туранский элемент.

Образует гибриды с *V. songaricum, V. speciosum.*

20. *V. szovitsianum* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 333.

Описан из сев. Ирана. Лектотип (Буданцев, h. l.): «Prov. Aderbeidzan, in lapidosis ad pagum montium circa Badalun, 6 VI 1828, Szovits, N 351» (LE!).

ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Ерев., Нах., Дар., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран). Ирано-туранский элемент.

21. *V. pinnatifidum* Vahl, 1791, Symb. Bot. 2 : 39.

Описан из Средиземноморья («in Insulis Archipelagi»).

ЗП: Аз.-Куб. (Таманский п-ов); ЗЗ: Абх. (Дала).

Юго-Вост. Европа (Балканы, Крым.); Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Турция). Эвксинский элемент.

22. *V. marschallianum* Ivanina et Tzvel. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 272. — *V. orientale* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 160, non All. 1785. — *V. chaixii* subsp. *orientale* (Bieb.) Hayek, 1929, Prodr. Fl. Penins. Balcan, 2 : 127.

Описан по материалам из Кавказа и Крыма («in montanis sylvaticis»).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.

Вост., Юго-Вост. (Крым) Европа; Сев. (Зап. Сибирь), Ср. Азия (Казахстан). Евро-сибирский элемент.

Образует гибриды с *V. laxum, V. phoeniceum, V. wilhelmsianum* C. Koch.

23. *V. laxum* Filar. et Jav. 1907, in Dechy, Kauk. 3 : 99. — *V. chaixii* subsp. *laxum* (Filar. et Jav.) Ivanina, 1981, Фл. европ. ч. СССР, 5 : 217.

Описан из Турции («Hollas ad Eseneam»).

ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд., Караб., ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг.; Т.

Указан для всех районов Северного Кавказа (Галушко, 1980 : 71) и ВЗ: Н. Кур. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 462).

Юго.-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (вост. Турция). Евро-сибирский элемент.

Образует гибриды с *V. pyramidatum* (*V.* × *polyphyllo-pyramidatum* Bordz. 1936, Журн. Інст. бот. АН УРСР, 3, 11 : 76), *V. phoeniceum, V. blattaria.*

24. *V. nigrum* L. 1753, Sp. Pl. : 178.

Описан из Европы («in Europa ad pagos, vias»).

Указан для ЗП: З. Ставр. (окр. г. Ставрополя) по сборам Нормана и Шмальгаузена (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 462), которых мы не видели.

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев. Азия (Сибирь). Евро-сибирский элемент.

25. *V. sinuatum* L. 1753, Sp. Pl. : 178.

Описан по материалам из Франции и Италии («Gallia, Montpellier, Italia, Firenze»).

ЗК: Туап.-Адл.; ВК: Кубин.; ЗЗ: Абх.; ВЗ: Ширв., Н. Кур.; ЮЗ: Ерев. (Назырван), Нах.; Т.

Указан для СЗЗ: Анап.-Гел. (Галушко, 1980 : 71).

Южн., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср. Азия. Средиземноморский элемент.

Образует гибриды с *V. songaricum* и *V. pyramidatum.*

26. *V. wilhelmsianum* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 724.

Описан по материалам Wilhelms из Грузии («Von Wilhelms aus Grusien»).

ЗК: Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак; ЗЗ: Туап.-Адл., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик. Кавказский элемент.

27. *V. gossypinum* Bieb. 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 152.

Описан из Грузии («in Iberia»).

ЗК: В. Куб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (Иран). Ирано-туранский элемент.

28. *V. varians* Freyn et Sint. 1896, Bull. Herb. Boiss. 4 : 44. — *V. flexuosum* E. Wulf, 1917, Изв. Кавк. муз. 11 : 2.

Описан из Турции. Тип: «In declivibus silvaticis montis Darsosdagh, 5 VI 1894, Sintenis, N 5797» (LD, iso — B).

ЦЗ: Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг., ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для ВК: Кубин. (Кемулярия-Натадзе, 1967 : 461).

Юго-Зап. Азия (Турция). Ирано-туранский элемент.

29. *V. hajastanicum* Bordz. 1931, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 5 : 47.

Описан из Армении. Синтипы: «In aridis in districto Leninakan prope oppidum Leninakan, 17 VII 1928, Bordzilowski; prope pagum Artyk in zona inferiora montis Alagez, 2550 m, 31 VII 1928, Bordzilowski; in regione subalpina montis Alagez, 2440—2590 m, 30 VII 1928, Bordzilowski» (KW).

ЗЗ: Рион.-Квир.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Севан.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция). Ирано-туранский элемент.

Образует гибриды с *V. phoeniceum* и *V. georgicum*.

30. *V. paniculatum* E. Wulf, 1918, Изв. Кавк. муз. 11 : 66.

Описан из Азербайджана. Тип: «Prov. Erivan, distr. Nachiczevan, vallis fl. Araxis, inter stationes ferroviae Negram et Dorosam, 25 V 1914, G. Woronow, N 14478» (LE!).

ЮЗ: Нах. (Неграм, Дорошам, Джульфа, Ордубад).

Указан для ЮЗ: Ерев. (Хосровский заповедник) (Габриэлян, 1987 : 205).

Эндемик. Ирано-туранский элемент.

31. *V. erivanicum* E. Wulf, 1918, Изв. Кавк. муз. 11 : 67.

Описан из Азербайджана. Тип: «Prov. Erivan, distr. Nachiczevan, in decliv. saxosis circa Ordubad, 18 V 1814, G. Woronow» (LE!).

ЮЗ: Нах. (Ордубад), Мегр.-Зан.

Эндемик. Ирано-туранский элемент.

32. *V. saccatum* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 289.

Описан из Армении («Armenia, trans Araxem sita»).

ВК: Кубин.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран). Ирано-туранский элемент.

33. *V. pyramidatum* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 161.

Описан из Кавказа («in Caucasi demissioris pratis sylvaticis»).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан, Дар., Занг., Ю. Караб.; Т.

Юго-Вост. Европа (Причерноморье, Крым); Юго-Зап. Азия (Турция). Ирано-туранский элемент.

Образует гибриды со многими видами рода в местах совместного произрастания. Некоторые гибриды имеют коробочки с неразвитыми семенами.

34. *V. oreophilum* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 726. — *V. aureum* (C. Koch) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. : 469.

Описан из Турции («Im Gaue Artanudsh auf sekundarem Kalk und Mergel, 3000—4000 ft.»).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Дар., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак, Иран). Ирано-туранский элемент.

Образует гибриды с *V. flavidum* (*V.* × *patris* (Bordz.) Bordz. 1934, Журн. Інст. бот. АН УРСР, 3, 11 : 77. — *Celsia patris* Bordz. 1931, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 4—5 : 51) и *V. hajastanicum* (*V.* × *preudohajastanicum* Huber-Morath, 1960, Bauhinia, 1, 3 : 337).

35. *V. phoeniceum* L. 1753, Sp. Pl. : 178.

Описан по материалам из Европы («in Europa australi, Bohemia, Lusitania inferiore»).

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ЗК: В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг., Мегр.-Зан.

Указан для всех районов Северного Кавказа и северо-западного Закавказья (Галушко, 1980 : 70).

Центр., Южн., Вост., Юго-Вост. Европа; Средиз.; Сев. (Зап. Сибирь), Юго-Зап., Ср. Азия. Евро-сибирский элемент.

Образует гибриды со многими видами рода.

36. *V. flavidum* (Boiss.) Freyn et Bornm. 1891, Osterr. Bot. Zeitschr. 41 : 57. — *V. sevanense* Gritzenko, 1968, Новости сист. высш. раст. 1968 : 191, non Huber-Morath, 1965. — *V. schachdagense* Gritzenko, 1970, Новости сист. высш. раст. 1969 : 340.

Описан по материалам из Македонии и Турции. Синтипы: «In Macedonia, Frivaldszky; Armenia ad Ortus, VI 1853, Huet; ad Erzurum, Calvert» (G).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан, Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.

Средиз. (Македония, сев. Греция), Юго-Зап. Азия (Турция, зап. Иран). Ирано-туранский элемент.

Образует гибриды с *V. varians* (*V.* × *sevanense* Huber-Morath, 1965, Bauhinia, 2, 3 : 305).

V. sevanense Gritzenko, описанный из Шахдагского хребта (Шахдагский хребет, северо-западные склоны у оз. Севан, 25 VII 1965, Н. В. Гриценко (LE!)), переименованный ею в *V. schachdagense*, представляет собой, вероятно, гибрид между *V. flavidum* и *V. hajastanicum*, наиболее широко распространенными видами в этом районе. Помимо признаков *V. flavidum V. sevanense* имеет желтоватое опушение со значительной примесью крупных железистых волосков на прицветниках и чашечке, а также неясно мелкогородчатые листья, что характерно для *V. hajastanicum*. Кроме того, коробочки у *V. sevanense* отсутствуют, хотя экземпляр был собран в состоянии начала плодоношения.

37. *V. atroviolaceum* (Somm. et Levier) Murb. 1925, Magyar Bot. Lapok, 24 : 31. — *Celsia atroviolacea* Somm. et Levier, 1897, Nuovo Giorn. Bot. Ital., nov. ser. 4, 2 : 201.

Описан из Сев. Осетии. Тип: «Ad Nicolai in valle Ardon Ossetiae 1200 m, 1885, H. Lojka» (BP?).

ЦК: В. Тер. (долина р. Ардон).

Указан для ЦЗ: Лори (Сарчапат) из ВЗ: Мург.-Муровд. (Баграташен, Айрум) (Габриэлян, 1987 : 201).

Эндемик. Евро-сибирский элемент.

Критический вид, который, возможно, представляет собой форму *V. phoeniceum* с облиственным стеблем и более крупными нижними прицветниками. Принадлежность к этому виду армянских растений нуждается в уточнении.

Sect. 3. *Bothrospermae* (Murb.) R. Kam. 1981, Фл. европ. ч. СССР, 5 : 218. — Gen. *Celsia* L. sect. *Bothrospermae* Murb. 1925, Monogr. Gatt. Celsia : 95.

Тычинок 4, все пыльники почковидные.

38. *V. suworowianum* (C. Koch) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 2 : 469. — *Celsia suworowiana* C. Koch, 1843, Linnaea, 17 : 284.

Описан из Армении («In Armenia trans Araxem sita»).

ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг., ЮЗ: Ерев., Нах., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (Турция, зап. Иран). Ирано-туранский элемент.

Образует гибриды с *V. szovitsianum* (*V.* × *gabrielianae* (Huber-Morath) Huber-Morath, 1973, Bauhinia, 5, 1 : 13. — × *Celsioverbascum gabrielianae* Huber-Morath, 1965, Bauhinia, 2, 3 : 304).

39. *V. nudicaule* (Wydl.) Takht. 1972, в Тахт. и Ан. Федор. Фл. Ерев. изд. 2 : 234. — *Scrophularia nudicaulis* Wydl. 1828, Mem. Soc. Phys. Geneve, 4 : 68. — *Celsia nudicaulis* (Wydl.) B. Fedtsch. 1955, Фл. СССР, 22 : 172. — *C. persica* C. A. Mey. 1831, Verzeichn. : 111.

Описан из Ирана. Тип: «In monte Elwind Asiae minoris, 1822, Olivier» (G).

ЮЗ: Ерев. (Горован), Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран). Ирано-туранский элемент.

40. *V. megricum* (Tzvel.) Huber-Morath, 1973, Bauhinia, 5, 1 : 14. — *Celsia megrica* Tzvel. 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 11. — *Verbascum suworowianum* var. *acuminatum* (Murb.) Huber-Morath, 1981, in Rech. f., Fl. Iran. 147 : 14.

Описан из Армении. Тип: «Армянская ССР, Мегринский р-н, каменистый склон невысокой горы в 1.5 км к северу от г. Мегри, 28 VI 1956, Т. Егорова, Н. Цвелев, С. Черепанов, № 1305» (LE!).

ЮЗ: Мегр.-Зан. (Мегри).

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран). Ирано-туранский элемент.

41. *V. agrimoniifolium* (C. Koch) Huber-Morath, 1975, Bauhinia, 5 : 151. — *Celsia agrimoniaefolia* C. Koch, 1849, Linnaea 22 : 732. — *C. heterophylla* Desf. 1807, in Pers., Synops. 2 : 161. — *Verbascum heterophyllum* (Desf.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 2 : 469, non Miller, 1760, nec Moretti, 1822, nec Griseb. 1844.

Описан, вероятно, из Армении («Als Blattaria armena, agrimoniaefolia in Gundelsh. Herb.»).

ВЗ: Н. Кур.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Мегр.-Зан.; Т.

Юго-Зап. и Ср. Азия. Ирано-туранский элемент.

42. *V. orientale* (L.) All. 1785, Fl. Pedem. 1 : 106. — *Celsia orientalis* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 621.

Описан из Турции («in Cappadocia, Armenia»).

СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Рион.-Квир.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт., Карт.-Ю. Ос., Лори.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Йорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Вост. Европа (Балканы, Крым); Юго-Зап. Азия (Турция, Иран). Средиземноморский элемент.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л., Кузьмина Л. В. Обзор видов рода *Verbascum* L. Средней Азии и Казахстана // Растит. ресурсы. 1986. Т. 22. Вып. 2. С. 158—171.

Габриэлян Э. Ц. Род *Verbascum* L. // Флора Армении. Ереван, 1987. Т. 8. С. 188—221.
Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 3. 328 с.
Гриценко Н. В. Виды Коровяка (*Verbasum* L.) секции *Isandra* Franch. в СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 24 с.
Кемулярия-Натадзе Л. М. Сем. *Scrophulariaceae* Juss. // Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Л., 1967. Т. 7. С. 451—551.
Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
Федченко Б. А. Род Коровяк — *Verbascum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 122—170.
Britton N. L., Brown A. An illustrated flora of the Northern United States. Ed. 2. New York, 1913. Vol. 3. 637 p.
Huber-Morath A. Verbascum L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Ed. by P. H. Davis. Edinburgh, 1978. Vol. 6. P. 461—603.
Murbeck Sv. Monographie der Gattung *Verbascum* // Lunds Univer. Arsskr. N. F. Avd. 2. 1933. Bd 29. S. 1—630.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 X 1997

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.331 + 470.316)

© В. Г. Папченков, А. А. Бобров, Э. В. Гарин

О НЕКОТОРЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ НАХОДКАХ В ТВЕРСКОЙ И ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТЯХ

V. G. PAPCHENKOV, A. A. BOBROV, E. V. GARIN. ON SOME FLORISTIC RECORDS IN THE TVER AND YAROSLAVL REGIONS

Сообщается о находках 30 видов сосудистых растений, из которых 4 являются новыми для Верхнего Поволжья в целом, 3 — новыми и 5 — редкими для Тверской обл., 8 — новыми и 15 — редкими для Ярославской обл.

Флористические исследования, проведенные в 1996 г. на территориях Тверской и Ярославской областей, а также материалы гербария Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) позволили выявить ряд новых таксонов сосудистых растений и дополнить сведения о распространении некоторых редких для флор данных областей видов. Приводимые материалы расположены в алфавитном порядке. При цитировании этикеток коллектор указан только в случае, когда находка сделана не авторами сообщения. Названия таксонов даны по С. К. Черепанову (1995).

Alchemilla litwinowii Juz. Тверская обл., Кашинский р-н, сухой луг по берегу р. Кашинки в 3 км выше г. Кашина, 26 VII 1996. Новый вид для Тверской обл., на Верхней Волге известен из Московской и Ярославской областей (Маевский, 1964; Папченков и др., 1996).

Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande. Тверская обл., Калязинский р-н, с. Федоровское, сероольшаник по берегу р. Сабли, 26 VII 1996. Очень редкий в Тверской обл. вид, нами указывается для крайнего востока территории, до этого был известен южнее — в Зубцовском, Тверском (Невский, 1947) и Старицком (Нотов, 1988) районах.

Amaranthus albus L. Ярославская обл., Некоузский р-н, окр. ст. Волга, ж.-д. полотно, 16 IX 1995; Рыбинский р-н, окр. пос. Песочного, откос полотна шоссе Ярославль—Рыбинск, 30 VIII 1995; окр. ст. Просвет, ж.-д. полотно, 30 VIII 1996. Редкий в области заносный вид, указывавшийся только для Ярославского и Переславского районов (Определитель..., 1986).

Artemisia austriaca Jacq. Ярославская обл., Рыбинский р-н, окр. ст. Тихменево, ж.-д. полотно, 30 VIII 1996. Редкий заносный вид, известный в области из Ярославского и Переславского районов (Определитель..., 1986).

A. marschalliana Spreng. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, обочина дороги, 15 VIII 1996. Для области новый вид. В целом для Верхней Волги указывается Т. Г. Леоновой (1994).

Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link. Ярославская обл., Переславский р-н, луг по южному берегу оз. Плещеево, 14 VI 1996. Редкий вид, указывавшийся ранее для Ярославского, Ростовского и Угличского районов (Определитель..., 1986; Папченков и др., 1996).

Campanula rapunculoides L. Тверская обл., Кесовогорский р-н, пойменный луг р. Кашинки у моста шоссе Кесова Гора—Кашин, 26 VII 1996. Новое местонахождение очень редкого в области вида, известного из Кашинского р-на (Невский, 1952).

Centaurea × *livonica* Weinm. Ярославская обл., Переславский р-н, окр. с. Григорово, пойменный луг р. Мечки, 27 VII 1996. Третье местонахождение гибридного василька, недавно найденного на территории области в северных Даниловском и Рыбинском районах (Папченков и др., 1996).

Chaerophyllum prescottii DC. Тверская обл., Калязинский р-н, с. Федоровское, долина р. Сабли, 26 VII 1996. Второе местонахождение вида в Тверской обл., ранее указывался для Калининского р-на (Невский, 1952).

Cyperus fuscus L. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, берег канала, 7 VIII 1996; г. Рыбинск, устье р. Черемухи, илистый берег, 18 VIII 1996. Эти новые местонахождения редкого для территории области вида указывают на его распространение по мелководьям Рыбинского водохранилища, что связано с образованием на водоеме обширных площадей обсохших мелководий из-за низкого уровня воды в течение ряда последних лет. До этого растение приводилось лишь для озер юга и востока области (Определитель..., 1986).

Dianthus × *courtoisii* Reinchenb. Ярославская обл., Некоузский р-н, окр. д. Спороткова, луг, 4 VII 1996. Данная гибридная гвоздика найдена нами в виде одной куртины на лугу с большим количеством *D. superbus* L. Видимо, клон образовался после переопыления последнего вида с *D. barbatus* L., который выращивается в цветниках окрестных деревень. Этот гибридный таксон является новым для Ярославской обл. и Верхнего Поволжья, для европейской территории приводится без указаний на распространение (Черепанов, 1995).

Eleocharis uniglumis (Link) Schult. Ярославская обл., Переславский р-н, луг по южному берегу оз. Плещеево, 14 VI 1996. Новая и самая южная находка редкого в области вида (Определитель..., 1986; Папченков и др., 1996).

Equisetum variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. Ярославская обл., Переславский р-н, копаный водоем у истока р. Вексы, по урезу воды, 13 VI 1996. Вид является новым для территории области, на Верхней Волге указывался для Тверской (Нотов, 1986) и Московской (Лисицына и др., 1993) областей.

Erucastrum gallicum (Willd.) O. E. Schulz. Ярославская обл., Некоузский р-н, ст. Родионово, ж.-д. полотно, 7 IX 1996. Новый заносный вид для территории области и Верхнего Поволжья, известен западнее и южнее (Котов, 1979).

Euphorbia falcata L. Ярославская обл., Рыбинский р-н, ст. Просвет, ж.-д. полотно, 30 VIII 1996. Новый заносный вид для области и Верхнего Поволжья, распространен на юге европейской части России (Гельтман, 1996).

Juncus tenuis Willd. Ярославская обл., Переславский р-н, западный берег оз. Плещеево, песчаный пляж, 14 VII 1996; Тверская обл., Калязинский р-н, окр. с. Исаково, берег р. Жабни, 26 VI 1996. Это новые находки недавно появившегося в указанных областях вида (Лисицына, 1990; Папченков, Лисицына, 1992).

Kochia densiflora (Moq.) Aell. Ярославская обл., Рыбинский р-н, ст. Тихменево, ж.-д. пути, 30 VIII 1996. Ранее вид был приведен Ю. В. Гусевым (1977) для Переславского р-на области.

Krascheninnikovia ceratoides (L.) Gueldenst. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, сухой луг около ихтиологического корпуса, 22 VIII 1996. Степной вид, не отмечавшийся ни в области, ни на Верхней Волге (Цвелев, 1996).

Lepidium latifolium L. Ярославская обл., Ростовский р-н, с. Белогостицы, склон насыпи шоссейной дороги, 28 VII 1996. Редкий заносный вид флоры области (Определитель..., 1986).

Potamogeton × *decipiens* Nolte. Ярославская обл., Некоузский р-н, с. Правдино, р. Сить, 24 VII 1996; Переславский р-н, с. Святово, р. Нерль, 27 VII 1996. Эти новые находки гибридного рдеста показывают его достаточно широкое распространение по нарушенным экотопам рек области (Папченков и др., 1996).

P. praelongus Wulf. Ярославская обл., Переславский р-н, оз. Плещеево. 15 VII 1996; р. Сабля в д. Семенково, 27 VII 1996. Новые местонахождения редкого в области вида (Определитель..., 1986; Папченков и др., 1996).

Potentilla orientalis Juz. Ярославская обл., Рыбинский р-н, пос. Песочное, обочина шоссе Ярославль—Рыбинск, 20 VI 1995; г. Рыбинск, склон ж.-д. насыпи. 20 VII 1996. Ареал вида, согласно С. В. Юзепчуку (1941), захватывает территорию Верхней Волги. Для Ярославского и Ростовского районов области приводится как редкий адвентивный вид *P. bifurca* L. (Определитель..., 1986), но эти указания. очевидно, относятся к *P. orientalis.*

P. impolita Wahlenb. Г. Ярославль, левобережье, окр. общежития университета, суходол, 20 VIII 1994; Ярославская обл., Рыбинский р-н, окр. с. Хопылево, сухой луг, 20 VI 1996. Раньше для области не указывался, ближайшие местонахождения известны из Московской (по р. Оке) и Смоленской областей (Маевский, 1964).

P. supina L. Ярославская обл., г. Рыбинск, склон ж.-д. насыпи у моста через р. Черемуху, 21 VII 1996; ст. Некоуз, ж.-д. полотно, 24 VII 1996; Некоузский р-н, пос. Волга, берег р. Волги, на песке, 16 VIII 1996; Рыбинский р-н, пос. Песочное, песчаный берег р. Волги, 1 VIII 1996; окр. ст. Тихменево, ж.-д. полотно, 30 VIII 1996. Заносный вид, ранее приводившийся только для восточных Ярославского и Некрасовского районов (Определитель..., 1986).

Senecio paludosus L. Калининская обл., Торопецкий р-н, оз. Сельское, 15 VIII 1984, Л. Лисицына; оз. Кудинское, 20 VIII 1984, Л. Лисицына. Вид найден на восточной границе распространения и является новым для флоры Верхнего Поволжья. Указанные находки — самые восточные для территории России (Конечная, 1994).

Solidago seratinoides A. et D. Löve. Тверская обл., долина р. Кашинки по дороге на с. Кесова Гора, 25 VII 1996. Североамериканский вид, культивируется в садах и парках, нередко дичает, для Тверской обл. приводится впервые (Цвелев, 1994).

Stellaria longifolia Muehl. ex Willd. Ярославская обл., Некоузский р-н, окр. с. Лацкое, среднее течение р. Латки, сырой лес, 27 X 1996. Вторая находка вида в области, ранее указывался из Рыбинского р-на (Определитель..., 1986).

Thymus ovatus Mill. Калининская обл., правый берег р. Волги напротив г. Савелова, луг, 4 VII 1971, В. Артеменко, Л. Лисицына; Вышневолочский р-н, лес на восточном берегу оз. Мошники, 30 VII 1975; Тверская обл., Кесовогорский р-н, пойменный луг р. Кашинки у моста шоссе Кесова Гора—Кашин, 26 VII 1996. Редкий в области вид, известный только из окр. г. Торжка (Невский, 1952).

Trisetum sibiricum Rupr. Ярославская обл., Некоузский р-н, с. Парфеньево, пойменный луг на берегу р. Верексы, 24 VII 1996. Редкий вид, впервые встреченный на северо-западе области. Раньше отмечался только в южных районах территории (Определитель..., 1986).

Urtica galeopsifolia Wierzb. ex Opiz. Ярославская обл., Переславский р-н, оз. Плещеево, наносы на топком прибрежье у западного берега, 12 VI 1996. Новый для флоры области вид, приводился для Верхнего Поволжья (Гельтман, 1988).

Материалы хранятся в гербарии ИБВВ РАН, дубликаты переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гельтман Д. В. Род *Urtica* L. (*Urticaceae*) в СССР // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 68—80.

Гельтман Д. В. Род Молочай — *Euphorbia* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 262—287.

Гусев Ю. Д. О появлении новых растений в Ярославской и Костромской областях // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 227—230.

Конечная Г. Ю. Род Крестовник — *Senecio* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1994. Т. 7. С. 52—63.

Котов М. И. Род Рогачка — *Erucastrum* C. Presl // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 42—44.

Леонова Т. Г. Род Полынь — *Artemisia* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1994. Т. 7. С. 150—174.

Лисицына Л. И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 3—49.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна (Определитель цветковых растений). СПб., 1993. 220 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. Л., 1964. 880 с.

Невский М. Л. Флора Калининской области. Калинин, 1947. Ч. 1. 308 с.

Невский М. Л. Флора Калининской области. Калинин, 1952. Ч. 2. 1034 с.

Нотов А. А. О некоторых новых и редких для Калининской области видах растений // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1683—1686.

Нотов А. А. О некоторых флористических находках на Старицком участке долины реки Волги // Флора и растительность южной тайги. Калинин, 1988. С. 34—35.

Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986. 182 с.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Богачев В. В., Чемерис Е. В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 109—118.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Цвелев Н. Н. Род Золотарник — *Solidago* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1994. Т. 7. С. 176—179.

Цвелев Н. Н. Род Терескен — *Krascheninnikovia* Gueldenst. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 56—57.

Юзепчук С. В. Род Лапчатка — *Potentilla* L. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 81—224.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина
п. Борок Ярославской области
Ярославский государственный
университет им. П. Г. Демидова

Получено 18 II 1997

УДК 581.9(470.333)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 7

© Ю. П. Федотов, О. И. Евстигнеев

ОРХИДНЫЕ (*ORCHIDACEAE*) НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОГО ПОЛЕСЬЯ (БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

YU. P. FEDOTOV, O. I. EVSTIGNEEV. ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) IN NERUSSO-DESNYANSKOE POLESSYE (BRYANSK REGION)

Приведены сведения о видах сем. *Orchidaceae* в Неруссо-Деснянском Полесье, дана характеристика их встречаемости. Уточнено распространение *Cephalanthera rubra, Epipogium aphyllum, Neottianthe cucullata, Malaxis monophyllos* в Брянской обл.

Неруссо-Деснянское Полесье находится на юго-востоке Брянской обл. России и является частью обширного массива Брянских лесов (Природное районирование..., 1975). Координаты района: 52° 40′—52° 15′ с. ш., 33° 25′—34° 35′ в. д.; площадь — 250 тыс. га. Район занимает аллювиальные террасы р. Десны (левый приток р. Днепр) и ее притоков (рек Нерусса и Навля), а также придолинные моренно-зандровые местности. В ботанико-географическом плане район находится на стыке двух подпровинций (Полесской и Среднерусской) Восточноевропейской провинции широколиственных лесов недалеко от южной границы подтаежной области (Лавренко,

Исаченко, 1976). Пограничное положение района проявляется в особенностях его флоры. Здесь проходят южная граница распространения многих бореальных видов (*Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Carex vaginata* Tausch, *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Linnaea borealis* L. и др.), западная граница неморальных центральноевропейских видов (*Allium ursinum* L., *Carex brizoides* L., *Laserpitium latifolium* L., *Sanicula europaea* L. и др.), а также северная граница некоторых лесостепных видов (*Althaea officinalis* L., *Anthericum ramosum* L., *Aster amellus* L., *Poa bulbosa* L., *Scorzonera purpurea* L. и др.).

Неруссо-Деснянское Полесье имеет развитую сеть особо охраняемых природных территорий — это государственный заповедник «Брянский лес» (12 168 га), охранная зона заповедника (9159 га) и 12 ландшафтных заказников (общая площадь 15 807 га). Геоботанические исследования на охраняемых территориях, проведенные в 1996 г., выявили ряд интересных флористических находок, что позволило уточнить сведения о распространении некоторых редких видов сем. *Orchidaceae* в Брянской обл. Гербарный материал, подтверждающий находки, а также фотоснимки отдельных растений хранятся в научном фонде заповедника. Названия таксонов даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Cephalanthera rubra (L.) Rich. Европейско-средиземноморский лесной вид. Включен в «Красную книгу РСФСР» (1988). В Брянской обл. редок (Босек, 1982; Лавров и др., 1993).

В Неруссо-Деснянском Полесье пыльцеголовник красный найден в заповеднике «Брянский лес» (квартал (кв.) 29), на супесчаной третьей надпойменной террасе р. Десны. Обнаружено 1 цветущее растение в неморальном сосняке. Сомкнутость верхнего яруса — 50—60 %. Ярус подлеска и подроста густой (80—90 %) и состоит из *Tilia cordata* Mill., *Corylus avellana* L., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L. В травяном ярусе преобладают *Aegopodium podagraria* L., *Mercurialis perennis* L., *Glechoma hederacea* L.

Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw. Исчезающий евроазиатский вид. Включен в «Красную книгу РСФСР» (1988). В Брянской обл. редок (Булохов,1974; Босек, 1975; Лавров и др., 1993).

В Неруссо-Деснянском Полесье надбородник безлистный найден в заповеднике «Брянский лес» (кв. 117), в долине небольшой лесной речки (р. Солька), протекающей по песчано-суглинистой местности моренно-зандрового ландшафта. Популяция состоит из 8 цветущих особей, растущих в ельнике. Сомкнутость древесного яруса— 60—70 %. В примеси древостоя встречаются *Betula pubescens* Ehrh., *Populus tremula* L. Подлесок и подрост разрежены и представлены *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Frangula alnus* Mill., *Sorbus aucuparia* L. Травяной ярус негустой (проективное покрытие 25—30 %), в нем преобладают *Carex digitata* L., *Convallaria majalis* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Rubus saxatilis* L. В этом сообществе также отмечены *Cypripedium calceolus* L., *Corallorhiza trifida* Chatel., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Sóo, *Listera ovata* (L.) R. Br.

Neottianthe cucullata (L.) Schlechter. Редкий евразийский лесной вид. Включен в «Красную книгу РСФСР» (1988). В Брянской обл. редок (Босек, 1975, 1982; Величкин, Булохова, 1990; Лавров и др., 1993).

В Неруссо-Деснянском Полесье неоттианта клобучковая обнаружена в ландшафтном заказнике «Княжна», в пределах склоновой местности предполесского ландшафта с близким залеганием карбонатных пород. Найдены 3 цветущих растения недалеко друг от друга: 1 особь — в сосняке разнотравном (Кокоревское лесничество, кв. 29), 2 другие — в липняке снытевом (Алтуховское лесничество, кв. 113). Первое сообщество представлено культурами сосны (возраст — 35 лет, сомкнутость — 80 %). В травяном ярусе характерны *Laserpitium latifolium*, *Serratula tinctoria* L., *Potentilla alba* L., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench, *Lilium martagon* L. Второе сообщество представлено молодым липняком (возраст — 20 лет, сомкнутость — 90 %). В травяном ярусе преобладают *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea* L., *Melica nutans* L.

Malaxis monophyllos (L.) Sw. Голарктический исчезающий болотный вид, в Брянской обл. редок и охраняется (Босек, 1975; Булохов и др., 1981; Лавров и др., 1993).

В Неруссо-Деснянском Полесье найдены 2 популяции мякотницы однолистной. Они приурочены к ключевым болотам на границе моренно-зандровых и предполесских ландшафтов. Первая популяция представлена куртиной из 6 особей и обитает в ландшафтном заказнике «Княжна» (Кокоревское лесничество, кв. 41) в сообществе Betula pubescens—Climacium dendroides. Вторая популяция состоит всего из 2 особей и встречена в ландшафтном заказнике «Болото Рыжуха» (Алтуховское лесничество) в сообществе Betula humilis — Tomenthypnum nitens. Здесь же встречаются *Corallorhiza trifida, Epipactis palustris* (L.) Crants, *Dactylorhiza incarnata* (L.) Sóo, *D. longifolia* (L. Neum.) Aver.

Таким образом, в результате инвентаризации флоры особо охраняемых природных территорий Неруссо-Деснянского Полесья и анализа литературы (Босек, 1975, 1982; Федотов, 1993, 1994, 1995) показано, что в районе произрастает 21 вид *Orchidaceae*. Это составляет 64 % видового состава орхидных Брянской обл. (Булохов, 1974; Босек, 1975, 1982; Булохов и др., 1981; Величкин, Булохова, 1990). Виды орхидных по особенностям распространения в Неруссо-Деснянском Полесье и численности их отдельных популяций разделены на три категории: обычные, спорадические и редкие.

В категорию обычных отнесено 7 видов: *Dactylorhiza fuchsii, D. incarnata, Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *P. chlorantha* (Cust.) Reichenb., *Listera ovata* (L.) R. Br. Они широко распространены в районе и представлены, как правило, многочисленными популяциями.

В категорию спорадических отнесены 4 вида: *Corallorhiza trifida, Goodyera repens, Dactylorhiza longifolia, Epipactis palustris.* Они известны в районе по 8—12 местонахождениям и представлены популяциями различной численности.

В категорию редких отнесено 10 видов: *Cephalanthera rubra, Cypripedium calceolus, Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Sóo, *Epipogium aphyllum, Herminium monorchis* (L.) R. Br. (Босек, 1975), *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Neottianthe cucullata, Listera cordata* (L.) R. Br. (Босек, 1982), *Malaxis monophyllos, Orchis coriophora* L. (Босек, 1975). Они известны в районе по 1—3 местонахождениям и представлены, как правило, малочисленными популяциями.

Работа выполнена при содействии Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Босек П. З. Растения Брянской области. Брянск, 1975. 464 с.

Босек П. З. Растения // Редкие и охраняемые растения и животные Брянской области. Брянск, 1982. С. 133—197.

Булохов А. Д. Новые и редкие растения северо-востока Брянской области // Биологические науки. 1974. № 2. С. 73—75.

Булохов А. Д., Величкин Э. М., Харитонцев Б. С. Новые материалы к флоре Брянской области // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 750—753.

Величкин Э. М., Булохова Н. А. О некоторых новых и редких для Брянской области видах растений // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 571—572.

Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 585 с.

Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. Зональное и провинциальное разделение европейской части СССР // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1976. Т. 108. № 6. С. 469—483.

Лавров М. Т., Мурахтанов Е. С., Никончук В. Н. Редкие и охраняемые животные и растения Брянской области. Вариант Красной книги. Брянск, 1993. 240 с.

Природное районирование и типы сельскохозяйственных земель Брянской области. Брянск, 1975. 610 с.

Федотов Ю. П. Флористические находки в заповеднике «Брянский лес» // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 141—143.

Федотов Ю. П. Редкие и исчезающие виды во флоре сосудистых растений заповедника «Брянский лес» // Растения Красных книг в заповедниках России (сборник научных трудов ЦНИЛ Минсельхоза РФ). М., 1994. С. 76—81.

Федотов Ю. П. Характеристика обеспеченности территориальными формами охраны редких и исчезающих растений в Неруссо-Деснянском Полесье // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов: Матер. Российско-Украинской науч. конф., посвящ. 60-летию Центрально-черноземного заповедника. М., 1995. С. 171—172.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Государственный природный заповедник
«Брянский лес»
Неруссa Брянской обл.

Получено 12 XI 1996

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 582.912.46 : 581.47 : 62-4

© В. Б. Гедых

ФОРМА ЯГОД *OXYCOCCUS* (*ERICACEAE*)

V. B. GEDYKH. THE SHAPE OF BERRIES IN *OXYCOCCUS* (*ERICACEAE*)

Для регистрации формы ягод клюквы предложены метод скользящей ширины, модифицированное разностное уравнение и программы вычисления коэффициентов уравнения и текущего значения функции. Разработана классификационная решетка форм ягод.

Форма ягод — важный признак, имеющий большое значение в таксономии рода *Oxicoccus* (Van der Kloet, 1986) и прикладных исследованиях (Вахрамеева, 1986). Однако предложенные к настоящему времени классификации опираются на грубые геометрические аналогии и далеки от передачи нюансов бесконечного разнообразия форм ягод (Gleisberg, 1919; Ervi, 1956; Токарев, 1977; Черкасов и др., 1981).

Цель нашего сообщения — дать морфологам, систематикам и селекционерам меру и инструмент для корректной регистрации направлений и степени изменений в континууме взаимопереходящих форм ягод.

Материал и методика

С коллекционной делянки Гомельской плантации *Oxycoccus macrocarpus* (Ait.) Pers 22 сентября 1995 г. случайным методом отобрано по 15 ягод 9 сортов (сорта Bergman, Howes, Franklin, Stevens, Ben Lear, Beckwit, Wilcox, Early black, McFarlin). Каждую ягоду продольно разрезали по оси симметрии надвое и, прижав свежий срез к миллиметровой бумаге, тщательно оконтуривали профиль. В нашем предыдущем сообщении (Гедых, 1997) применительно к листьям рассмотрен метод скользящей ширины и намечены пути решения разностного уравнения для ее вычисления. Принципиально этот же подход сохранен и в настоящем исследовании. Действительно, для моделирования формы ягод достаточно измерить изменения ширины профиля ягоды с шагом в 1 мм при движении от основания к вершине ягоды. Реализация в простых программах (Стрелянов, 1990) разработанного нами алгоритма очень облегчила необходимые вычисления, с чем следует считаться тем исследователям, которых заинтересует наш подход к решению проблемы.

Результаты исследования

Замкнутый округлый контур (круг, эллипс и пр.) со всеми вариантами сужения, расширения, заострения и притупления неплохо моделируется разностным уравнением $y = ax^b - cx^d$, где x — отрезок длины, y — соответствующая ему ширина. Уравнение можно модифицировать (Гедых, 1997) и привести к виду

$$y_i = y_{max} [a (x_i/x_{ce})^b - c (x_i/x_{ce})^d]^k, \quad (1)$$

где y_i — текущее значение поперечника (ширины, хорды), y_{max} — максимальная величина поперечника (диаметр), x_i — текущее значение аргумента (отрезок длины

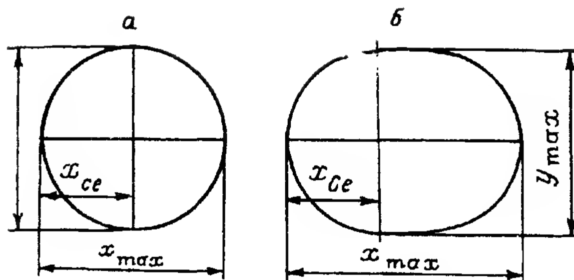


Рис. 1. Измерение параметров круга (*а*) и профиля ягоды (*б*).

y_{max} — наибольшая ширина, мм; x_{ce} — соответствующий отрезок длины, мм; x_{max} — наибольшая длина, мм.

или высота сегмента), x_{ce} — значение аргумента, отвечающее максимальному поперечнику, a и c — коэффициенты наклона восходящей и нисходящей ветвей огибающей, b и d — показатели степени, контролирующие локальные изгибы огибающей (рис. 1, *б*).

Для круга с произвольно выбранным диаметром 30.3 мм были измерены все секущие его параллельные хорды с интервалом в 1 мм (рис. 1, *а*); при вычислении коэффициентов уравнения (1) для этого частного случая получена зависимость искомой величины хорды от высоты отсекаемой дуги:

$$y_i = 30.3\,[\,2(x_i/15.15) - (x_i/15.15)^2]^{0.4561}, \qquad (2)$$

где 30.3 — диаметр круга, 15.15 — его радиус, x_i — текущая высота дуги или сегмента.

Для расчета формы ягод необходимо зафиксировать профиль каждой ягоды (9 сортов в 15 повторностях), вычислить соответствующие индивидуально только ей параметры уравнения (1) и оценить их расхождение с таковыми для идеальной окружности по уравнению (2), идентифицировав с характером изменения огибающей.

Рассчитываем индекс i и коэффициенты a, b, c: $i = y_{max}/x_{max}$; $b = 2x_{ce}/x_{max}$; $c = x_{max}/2x_{ce}$; $a = c + 1$. Итерационный подбор коэффициентов d и k требует терпения. Но в случае, когда $x_i = x_{max}$, функция обращается в нуль по условию: $a(x_{max}/x_{ce})^b - c\,(x_{max}/x_{ce})^d = 0$ или $a(x_{max}/x_{ce})^b = c\,(x_{max}/x_{ce})^d$. Преобразуем: $a/c = (x_{max}/x_{ce})^{d-b} = (x_{max}/x_{ce})^l$, откуда $l = \lg(a/c)/\lg(x_{max}/x_{ce})$ и $d = l + b$.

Улучшающий аппроксимацию показатель степени k может быть вычислен раздельно по координатам двух избранных точек восходящей и нисходящей ветвей графика функции, если привести уравнение (1) для базальной части ягоды к виду

$$k_б = (\lg y_{(x=2)} - \lg y_{max})/\lg\,[a(2/x_{ce})^b - c(2/x_{ce})^d] \qquad (3)$$

и для апикальной:

$$k_a = (\lg y_{(x_{max}-2)} - \lg y_{max})/\lg\,[\,a\,((x_{max} - 2)/x_{ce})^b - c((x_{max} - 2)/x_{ce})^d\,]. \qquad (4)$$

Рабочие формулы для вычисления коэффициентов оказались довольно громоздкими, требующими неоднократного обращения к таблицам логарифмов. Для сокращения сроков обработки материала были разработаны простые программы, легко реализуемые на микрокалькуляторах типа «Электроника МК-61»

Для каждой из исследованных ягод были вычислены параметры уравнения и теоретические значения функции, сличение которых с фактическими позволило определить ошибку (Зайцев, 1984). В качестве примера приведем результаты оценок ягод сорта Stevens (табл. 1) и соответствующие им профили (рис. 2).

У сорта Stevens изменчивость незначительна для индекса i (0.75—0.98), средняя для коэффициентов b (0.98—1.21), a (1.91—2.01), c (0.91—1.01). Шире вариация показателей d (1.94—2.67), $k_б$ (0.22—0.42) и $k_а$ (0.25—0.49).

Разумеется, все исследованные ягоды развились на растениях, выращенных из сортовых черенков, но их близкое соседство на грядке предопределило неконтроли-

ТАБЛИЦА 1

Параметры индивидуальных уравнений формы профиля ягод *Oxycoccus macrocarpus* сорта Stevens

Номер образца	x_{ce}	x_{max}	y_{max}	y_b	y_a	$y_i = x_{max} \cdot i\,[a(x_i/x_{ce})^b - c(x_i/x_{ce})^d]^{k_b \mid k_a} \pm m_y$, мм
4	11.0	22.5	18.5	12.5	12.0	$y = 22.500 \cdot 0.822\,[2.011(x_i/11.0)^{0.978} - 1.011(x_i/11.0)^{1.939}]^{0.3661 \mid 0.4042} \pm 0.37$
3	10.0	20.3	17.0	12.0	12.0	$y = 20.300 \cdot 0.837\,[2.008(x_i/10.0)^{0.985} - 1.008(x_i/10.0)^{1.959}]^{0.3485 \mid 0.3485} \pm 0.58$
10	10.5	21.0	17.0	11.7	11.0	$y = 21.000 \cdot 0.810\,[2.000(x_i/10.5) - (x_i/10.5)^2]^{0.3508 \mid 0.4087} \pm 0.34$
1	10.5	20.7	16.5	11.5	12.0	$y = 20.700 \cdot 0.797\,[1.993(x_i/10.5)^{1.015} - 0.993(x_i/10.5)^{2.041}]^{0.3318 \mid 0.2997} \pm 0.29$
13	9.0	17.4	14.7	11.2	11.0	$y = 17.400 \cdot 0.845\,[2.011(x_i/9.0)^{0.978} - 1.011(x_i/9.0)^{2.099}]^{0.2784 \mid 0.2969} \pm 0.28$
8	11.0	21.0	17.8	12.2	13.3	$y = 21.000 \cdot 0.848\,[1.977(x_i/11.0)^{1.048} - 0.977(x_i/11.0)^{2.138}]^{0.3189 \mid 0.2460} \pm 1.01$
9	10.0	18.7	[illegible]	8.3	9.0	$y = 18.700 \cdot 0.754\,[1.967(x_i/10.0)^{1.070} - 0.967(x_i/10.0)^{2.204}]^{0.4701 \mid 0.3982} \pm 0.50$
7	10.5	19.5	17.5	11.0	11.3	$y = 19.500 \cdot 0.897\,[1.964(x_i/10.5)^{1.077} - 0.964(x_i/10.5)^{2.227}]^{0.3913 \mid 0.3686} \pm 0.49$
6	10.0	18.4	16.6	10.5	10.0	$y = 18.400 \cdot 0.902\,[1.959(x_i/10.0)^{1.087} - 0.959(x_i/10.0)^{2.259}]^{0.3969 \mid 0.4391} \pm 0.31$
5	10.0	18.2	14.2	9.5	8.0	$y = 18.200 \cdot 0.780\,[1.954(x_i/10.0)^{1.099} - 0.954(x_i/10.0)^{2.296}]^{0.3448 \mid 0.4894} \pm 0.55$
14	10.0	18.0	15.6	10.0	9.5	$y = 18.000 \cdot 0.867\,[1.949(x_i/10.0)^{1.111} - 0.949(x_i/10.0)^{2.336}]^{0.3733 \mid 0.4163} \pm 0.50$
15	10.5	18.4	16.0	12.0	11.5	$y = 18.400 \cdot 0.870\,[1.936(x_i/10.5)^{1.141} - 0.936(x_i/10.5)^{2.437}]^{0.2230 \mid 0.2560} \pm 0.18$
11	11.0	19.0	18.6	11.2	11.5	$y = 19.000 \cdot 0.979\,[1.929(x_i/11.0)^{1.158} - 0.929(x_i/11.0)^{2.494}]^{0.3710 \mid 0.3516} \pm 0.49$
12	10.0	17.2	14.6	8.6	10.0	$y = 17.200 \cdot 0.849\,[1.927(x_i/10.0)^{1.163} - 0.927(x_i/10.0)^{2.512}]^{0.4162 \mid 0.2976} \pm 0.50$
2	12.0	19.9	16.0	9.5	10.0	$y = 19.900 \cdot 0.804\,[1.911(x_i/12.0)^{1.206} - 0.911(x_i/12.0)^{2.671}]^{0.3360 \mid 0.3035} \pm 0.43$

Примечание. Индивидуальные уравнения расположены в порядке возрастания коэффициента *d*, что поможет уловить изменения других коэффициентов с изменением очертаний ягоды. Образцы *1*–*15* см. на рис. 2.

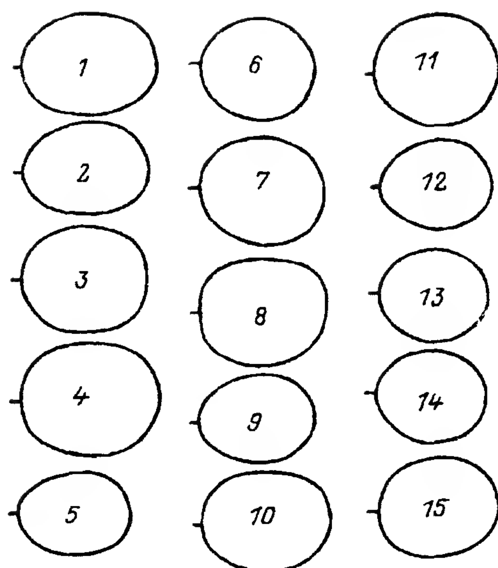


Рис. 2. Профили ягод сорта Stevens.

1—15 — образцы ягод.

руемое опыление и как следствие этого известную неопределенность в суждении о типичной для сорта форме ягоды. Поэтому приводим характеристики изменчивости некоторых составляющих формы ягод, собранных с 9 сортовых площадок (табл. 2). Особое внимание уделено достоверности различий того или иного параметра ягоды исследуемого сорта с таковыми Early black, относительно мелкими и близкими к исходной предковой форме *O. macrocarpus*, и скоррелированности длины ягоды (x_{max}) с ее шириной (y_{max}), а также коэффициентов b, d и $k_б \mid k_а$. Действительно, если длина и ширина ягоды существенно различаются по сортам и тесно скоррелированы, то индекс i достоверно отличает от контрольного лишь сорта Stevens, Beckwit и Howes. Достаточно высокая скоррелированность коэффициентов b и d менее стабильна, а достоверность различий невелика. Различие коэффициентов $k_б$ и $k_а$ по сортам почти не прослеживается, а скоррелированность меняется от средней к низкой.

Все данные измеренных ягод, положенные в основу табл. 2, обработаны методом дисперсионного анализа, финальные фрагменты которого составили табл. 3. Внутри-

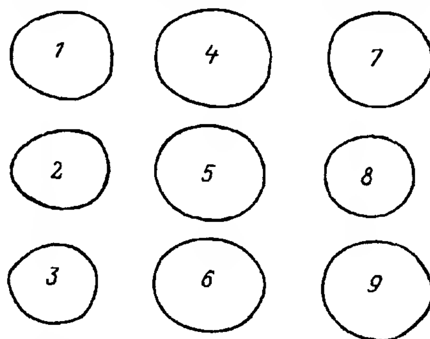


Рис. 3. Профили «средних» для сорта ягод.

Сорта: *1* — Bergman, *2* — Howes, *3* — Franklin, *4* — Stevens, *5* — Ben Lear, *6* — Beckwit, *7* — Wilcox, *8* — Early black, *9* — McFarlin.

сортовая изменчивость компонентов формы ягод относительно велика, что и понятно, если учесть высокую вероятность опыления пыльцой других, рядом произрастающих сортов. Тем не менее мы попытались оценить отголоски сортовой принадлежности в форме ягод. Для этого усредненные данные табл. 2 использованы в выявлении «средних» размеров и форм профилей типичной для сорта ягоды. Результаты вычислений положены на график (рис. 3). В группе относительно мелкоплодных сортов ягоды Franklin и Howes отличаются от округлых ягод Early black некоторой вытянутостью основания. В отличие от базально-апикально симметричных ягод Early black и Ben Lear в ягодах рекордного сорта Stevens отмечены легкое смещение акцента ширины к вершине и бóльшая притупленность верха и низа ягоды. Прослеживается некоторое заострение верхушки ягоды в ряду Wilcox, McFarlin и Beckwit.

Позволим себе сделать некоторые обобщения изученных закономерностей. Индекс i отвечает за удлиненность или приплюснутость ягоды. Коэффициенты a, b, c, d взаимосопряжены и отвечают за позицию центра (эксцентриситета) ягоды, наклон и кривизну восходящей и нисходящей ветвей огибающей. Коэффициенты $k_б$ и $k_а$ детерминированы степенью выпуклости базальной и апикальной частей ягоды, они способны усиливать или, напротив, ослаблять эффект коэффициентов b и d.

В пространственной решетке (рис. 4) локализованы основные (узловые) вариации встреченных нами форм ягод с учетом индекса i, коэффициента эксцентриситета b и степени притупленности—заостренности базальной ($k_б$) и апикальной ($k_а$) частей ягоды. В центре построения, естественно, расположилась круглая ягода с полной билатеральной и базально-апикальной симметрией ($i = 1$, $b = 1$, $k_б = k_а = 0.45$). Приплюснутой ягоде ($i = 1.3$) диаметрально противостоит удлиненная ($i = 0.7$). Смещение центра ягоды назад (к плодоножке) или вперед (к донцу или остаткам чашечки) характеризует

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость компонентов формы ягод *Oxycoccus macrocarpus*

Сорт	Длина, мм $\bar{x}+m$	t	Ширина, мм $\bar{y}+m$	t	$R_{x/y}$	i	t	b	t	d	t	$R_{b/d}$	$k_б$	t	$k_а$	t	$R_{k_б/k_а}$
Bergman	17.01±0.28	5.57	15.57±0.37	4.45	0.988	0.915	0.47	1.160	2.03	2.564	1.78	0.952	0.358	0.99	0.238	2.28	0.705
Howes	16.66±0.29	4.58	13.16±0.35	0.31	0.995	0.792	4.91	1.159	2.61	2.515	1.82	0.996	0.382	0.31	0.334	0.51	0.147
Franklin	14.22±0.25	0.50	13.43±0.18	0.31	0.998	0.947	1.00	1.162	2.26	2.534	1.66	0.994	0.424	0.84	0.291	1.33	0.137
Stevens	19.36±0.39	9.15	16.31±0.38	5.92	0.998	0.848	3.45	1.074	0.87	2.241	1.73	0.980	0.354	1.31	0.354	0.31	0.506
Ben Lear	18.86±0.41	8.05	16.30±0.29	6.79	0.988	0.967	1.12	1.070	0.87	2.217	1.98	0.999	0.394	0.07	0.408	0.63	0.506
Beckwit	19.01±0.20	11.04	16.27±0.32	6.42	0.988	0.844	3.77	1.002	3.27	2.019	4.29	0.997	0.416	0.40	0.587	2.43	0.441
Wilcox	17.47±0.38	5.77	15.99±0.34	5.58	0.991	0.906	0.52	1.072	0.87	2.245	1.33	0.777	0.374	0.59	0.417	0.72	0.425
Early black	14.44±0.36		13.31±0.34		0.998	0.925		1.096		2.371		0.456	0.392		0.371		0.189
McFarlin	18.18±0.49	6.09	16.53±0.29	7.29	0.976	0.917	1.71	1.002	3.27	2.056	3.97	0.875	0.374	0.59	0.547	1.98	0.677

Примечание. $t_{парн.} = (\bar{x}_1 - \bar{x}_2)/\sqrt{(\delta_1^2/n) + (\delta_2^2/n)}$; R — коэффициент корреляции.

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ данных о влиянии сортовой принадлежности на изменчивость компонентов формы ягод *Oxycoccus macrocarpus*

Компоненты формы	SS	df	δ^2	Критерий F			η^2, %
				факт.	P = 0.05	P = 0.01	
Длина (x_{max})	441.431	8	55.179	29.88	2.00	2.50	65.5
Ширина (y_{max})	247.148	8	30.894	20.89	2.00	2.50	57.0
i	0.297	8	0.037	5.80	2.00	2.50	26.9
b	0.487	8	0.061	9.02	2.00	2.50	36.4
d	5.009	8	0.626	8.63	2.00	2.50	35.4
k_δ	0.068	8	0.009	1.07	2.00	2.50	6.3
k_α	1.704	8	0.213	6.81	2.00	2.50	30.2

Примечание. SS — суммы квадратов отклонений, df — степень свободы, δ^2 — дисперсия, F — критерий Фишера, P — уровень значимости, η^2 — показатель силы влияния.

базальный ($b < 1$) или апикальный акцент увеличения ширины профиля ягоды, конкретно проявляющийся в каплевидности или обратной каплевидности ягоды. Эффект коэффициентов $k_б$ и $k_а$, можно сказать, преобразует каплевидность в грушевидность. Как видно на рис. 4, этих параметров (i, b, $k_б$, $k_а$) оказалось достаточно, чтобы всесторонне отразить всю гамму тончайших переходов между узловыми точками трехмерной классификационной решетки по граням, ребрам и диагоналям куба. Высокая гибкость предлагаемой системы классификации ягод по форме адекватно отражает тенденции их изменений, описывает редкие формы и даже предсказывает существование форм, еще не открытых.

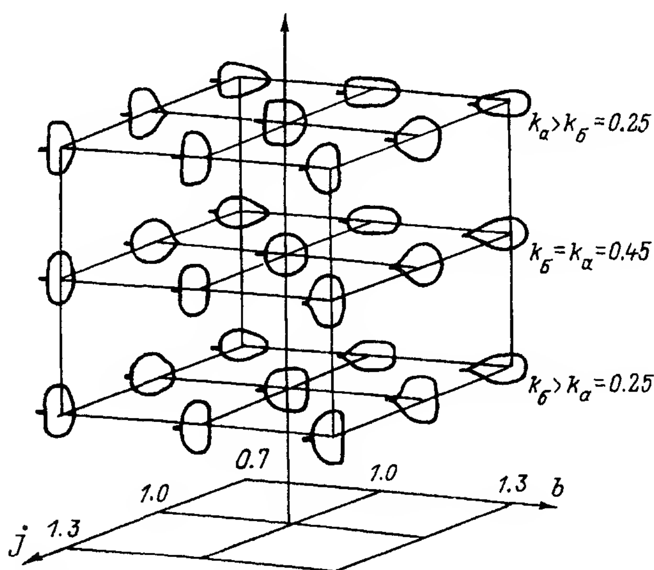


Рис. 4. Трехмерная классификационная решетка форм ягод *Oxycoccus*.

Заключение

Разработанные нами методика измерения профиля ягоды, модифицированное разностное уравнение, его моделирующее, программы вычисления параметров уравнения и текущего значения функции использованы для регистрации форм ягод клюквы крупноплодной. Основные тенденции изменения формы плода адекватно отражаются коэффициентами разностного уравнения. Выстроенная на базе этих коэффициентов естественная классификация формы плодов может быть распространена за пределы рода *Oxycoccus* и даже сем. *Ericaceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеева З. М. Возделывание клюквы // Клюква в Карелии. Петрозаводск, 1986. С. 102—174.

Гедых В. Б. Гибкая модель формы листовой пластинки в семействе *Ericaceae* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 134—139.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Стрелянов А. И. Производство вычислений на программируемых микрокалькуляторах (МК-52, МК-54, МК-61). Л., 1990. 272 с.

Токарев П. Н. Выявление и охрана ценных форм клюквы болотной в Карелии // Клюква: Матер. к науч.-произв. совещ. Вильнюс, 1977. С. 75—76.

Черкасов А. Ф., Буткус В. Ф., Горбунов А. Б. Клюква. М., 1981. 214 с.

Ervi L. O. Karpoloiden morfologiasta ja viljelymahdollisuiksista suomessa // Acta agraria fennica. Helsinki, 1956. Vol. 92. 150 f.

Gleisberg W. Auffalende typenbildung bei *Vaccinium oxycoccus* L. // Ber. Deut. Bot. Ges. 1919. N 37. S. 489—496.

Van der Kloet S. P. A novel approach to sampling *Vaccinium* population // Can. J. Bot. 1986. Vol. 54. N 8. P. 669—671.

Институт леса АН Беларуси
Гомель

Получено 7 III 1996

SUMMARY

For the identification of berry shapes the method of sliding-scale of width and modified differential equation as well as programs of calculation of equation coefficients and current values of function were proposed. The classification lattice for berry shapes was worked out.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (4/9) : 58

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Д-РА KATHERINE ESAU (1898—1997)

YU. V. GAMALEI. DR. KATHERINE ESAU (1898—1997), ON THE OCCASION OF HER CENTENNARY

3 апреля 1998 г. исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося американского анатома д-ра Katherine Esau. В структурной ботанике она до сих пор не имеет себе равных. Необычайная преданность избранной профессии сделала ее при жизни легендой. Она подняла уровень анатомии растений и ее преподавания в мире на такую высоту, что каждый ботаник, получивший образование во второй половине XX в., имеет основание считать себя ее учеником. Ее фундаментальные труды стали ядром современной анатомии развития растений, сравнительной анатомии, функциональной анатомии, патологнческой анатомии.

Katherine Esau родилась в России, в г. Екатеринославе (Днепропетровске). Ее семья эмигрировала из Данцига на Украину веком раньше, в 1804 г., и с тех пор входила в состав меннонитской общины, составлявшей основу немецкой сельскохозяйственной колонии на территории Екатеринославской губернии. Четыре поколения ее предков жили в России, ее отец закончил русскую гимназию, технический колледж в г. Риге, осуществил ряд технических проектов в разных частях России и затем стал городским головой Екатеринослава. Katherine была четвертым ребенком в семье, она выросла и закончила русскую гимназию в Екатеринославе. Биологическое образование началось в Москве на Голицынских высших женских курсах, организованных на базе Петровско-Разумовской сельскохозяйственной академии, но было прервано на втором году обучения. В 1918 г. она вместе с отцом, матерью и братом эмигрирует сначала в Германию, где продолжает образование в Берлинском сельскохозяйственном колледже, а затем в 1922 г. в Калифорнию (США). Там семья Esau вступает в Калифорнийскую общину меннонитов. Ее отец строит дом, в котором она прожила последующие 75 лет своей жизни. Начало ее научной работы в Калифорнии связано с Сахарной компанией, в которой она работает с 1923 по 1928 г., занимаясь вирусной устойчивостью сахарной свеклы. В 1928—1932 гг. д-р Katherine Esau продолжает работу по этой тематике в Беркли (Калифорнийский университет) и получает за нее научную степень. Так начинается ее путь в анатомии растений, продолжавшийся очень продуктивно в течение почти 70 лет. Ее научное развитие в целом выглядит очень логичным: от биологии сахарной свеклы к проблемам ее вирусных инфекций, от них к исследованиям флоэмы — ткани, по которой вирусы распространяются, от структуры и развития флоэмы к вопросам общей анатомии растений.

С 1932 г. после защиты диссертации она работает в Университете Дэвиса как научный сотрудник.

Вся ее научная деятельность в период с 1932 по 1940 г. посвящена сравнительной анатомии здоровых и инфицированных вирусом растений сахарной свеклы и табака с целью выяснения путей распространения вирусов в растении. Аналогичный путь позже повторили многие фитопатологи (вирусологи), но едва ли кто-нибудь из них добился столь достоверных доказательств связи между развитием флоэмы и распространением вирусной инфекции. Параллельно с исследованиями вирусной патологии



ей удается обнаружить так много нового в вопросах онтогенетического развития флоэмы, что эти результаты приобретают самостоятельную ценность. Фактически впервые создана общая модель структурного развития флоэмы и на ее материале — проводящей системы в целом. Детальнейшим образом прослежена последовательность онтогенетических переходов от прокамбия к камбию, от первичных проводящих тканей к вторичным, описаны поэтапно стадии заложения и дифференциации проводящей системы листа, вскрыта роль перицикла в функционировании проводящей системы. Итогом этого периода стали написание двух десятков оригинальных статей и создание одного из самых фундаментальных разделов анатомии растений — структурной концепции проводящей системы.

В 1940-е и 1950-е годы Katherine Esau публикует параллельно серию статей по вирусной патологии в сотрудничестве с вирусологом д-ром C. W. Bennett и серию статей по сравнительной анатомии флоэмы двудольных вместе с д-ром V. I. Cheadle. Позже, в 1950-е и 1960-е годы, эти исследования легли в основу всемирно известных учебников и монографий Katherine Esau. Среди них: «Анатомия растений» (1953 и 1965), «Анатомия семенных растений» (1960 и 1977), «Растения, вирусы и насекомые» (1961), «Дифференциация проводящих тканей растений» (1965), «Вирусы растений: формы, распространение и патологические эффекты» (1968), «Флоэма» (1969). Каждая из этих монографий неизменно становилась лучшей в ряду аналогичных публикаций, если таковые были. Все эти книги были созданы и опубликованы

за одно очень продуктивное десятилетие 1960-х годов. Но это стало возможным только благодаря чрезвычайно интенсивным исследованиям в предыдущие три десятилетия. Фактически все эти годы научные интересы Katherine Esau развивались по двум дивергентным направлениям, но она так и не сделала выбора в пользу одного из них. Вероятно, каждое из них было бы гораздо беднее либо вообще не стало бы возможным без другого. В каждом из этих направлений она достигла высот, получивших всемирное признание.

В 1963 г. для продолжения сотрудничества с д-ром Vernon Cheadle по проблемам структурного развития флоэмы она переходит в Университет Санта-Барбары. Здесь наряду с очень интенсивной и плодотворной работой над рукописями начинается новый период ее научной работы, связанный с методом электронной микроскопии. Электронно-микроскопические исследования были очень хорошо подготовлены логикой всего предыдущего научного пути Katherine Esau. Этот метод был как бы специально создан для углубленного развития обоих ее научных направлений. В возрасте 65 лет она стремительно овладевает этим методом и за несколько лет становится одним из ведущих и опытнейших электронных микроскопистов мира. Качество публикуемых ею в оригинальных статьях и монографиях снимков до сих пор вызывает восхищение. Среди ультраструктурных исследований флоэмы заслуживают упоминания ее фундаментальные работы по ультраструктурной характеристике ситовидных элементов и их клеток-спутников в осевой и терминальной флоэме; ультраструктуре и развитию флоэмных белков в ситовидных трубках; развитию плазмодесм и пор ситовидных пластинок в клетках флоэмы; преобразованиям клеточного ядра, эндоплазматического ретикулума, пластид и митохондрий в ходе созревания ситовидных трубок; ультраструктуре и формированию кристаллов в ядрах ситовидных элементов; ультраструктурным аспектам деления и слияния органелл и многим другим вопросам. Среди ее «ультраструктурных вкладов» в вирусологию наиболее значительными являются описания ультраструктуры вирусов и вирионов (их транспортной формы), их локализации в ситовидных трубках и паренхимных клетках, демонстрации явления прохождения вирионов через плазмодесмы, участия ядра и ядрышка в синтезе новых вирусов после инфицирования клеток вирионами.

Интерес Katherine Esau к новым возможностям, которые предоставила электронная микроскопия, столь велик и вызывает такой прилив научного энтузиазма, что поток ее электронно-микроскопических исследований и публикаций не ослабевает в 1970-е и даже в 1980-е годы. Ее работоспособность в таком преклонном возрасте поразительна. В 1985 г. в возрасте 87 лет она публикует очень важную статью о транспортных коммуникациях симпласта, опережая многих более молодых коллег в понимании актуальности этой проблемы. Статья написана все в том же совершенном стиле. Одна из последних ее ультраструктурных работ, посвященная распределению органелл в делящихся клетках, относится к 1991 г. И этой публикации присущи все лучшие качества работ зрелого периода. Автору в это время 93 года. Ей не изменяют в этом возрасте ни свежесть мысли, ни безукоризненная точность описаний, ни умение видеть главное среди многих деталей. Вероятно, это достойно занесения в список научных рекордов по продолжительности сохранения способности к научной работе.

Будучи великолепным исследователем, Katherine Esau внесла не меньший, а может быть, даже и больший вклад в развитие анатомии растений своей многолетней преподавательской деятельностью. По ее учебникам постигали азы современной структурной ботаники несколько поколений студентов во всех странах мира (они переведены на все основные языки). В большом списке ее сотрудников и аспирантов много имен известных всему миру ученых, таких как Vernon I. Cheadle, James Cronshaw, Linn L. Hoefert, Ray F. Evert, Lalit M. Srivastava, Robert H. Gill, Thomas B. O'Neil, Jennifer A. Thorsch. Они приняли и исследовательскую, и педагогическую эстафету, создавая прекрасные оригинальные работы, новые руководства, учебники и атласы по анатомии растений.

Жизнь д-ра Katherine Esau может быть образцом служения науке. Едва ли найдется много примеров аналогичного по значению вклада в развитие современной ботаники и биологии растений. Этот вклад был замечен и по достоинству оценен коллегами и современниками. Она при жизни получила много знаков признания ее заслуг, включая избрание действительным членом Национальной академии США (1957), присуждение золотой медали Президента США за научные достижения (1989), учреждение специальной премии ее имени для молодых ученых (1991 г.). Дважды — в 1951 и 1956 гг. — она избиралась президентом Американского ботанического общества.

По вполне понятным причинам особый интерес для читателей «Ботанического журнала» составляют нити, связывающие научную жизнь Katherine Esau с русской ботаникой. В течение американского периода жизни ее связь с Россией была очень осложнена. Книги Katherine Esau дважды переводились на русский язык (Анатомия растений. М.: Мир, 1969; Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980). Обе они стали настольными книгами для всех изучающих и работающих в области анатомии растений в России. На них выросло не одно поколение отечественных ботаников. Несмотря на достаточное число отечественных изданий в этой области, пожалуй, ни одно из них не может конкурировать с книгами Katherine Esau по обширности и безукоризненной точности информации о структуре растений. Будучи русской немкой по происхождению, она бережно сохраняла знание русского языка на протяжении всей своей долгой жизни в Америке и владела им в совершенстве. Многие русские коллеги-анатомы переписывались с Екатериной Ивановной. Она любила именно такое обращение к ней и всегда откликалась на прекрасном русском языке. Екатерина Ивановна неоднократно выражала удовлетворение качеством переводов ее книг. В отличие от других иностранных авторов, переводимых на русский язык, она могла его оценить сама.

Доктор Katherine Esau ушла из жизни на сотом году (4 июня 1997 г. в Санта-Барбаре), из них 70 лет было отдано науке. Ее человеческий век почти точно совпал с бурным XX веком. Его события коснулись и ее собственной жизни, начальный период которой, в том числе этап образования, пришелся на Россию и Германию. Нет сомнения в том, что д-р Katherine Esau войдет в историю науки как американский ученый. Вся ее научная карьера связана с развитием американской науки. На этом можно было бы и не останавливаться. Наука приобретает все более и более международный характер и стиль, так что вопросы происхождения, образования, научной школы и менталитета теперь могут показаться не столь важными для ученого. Из эпистолярного общения с Екатериной Ивановной сложилось убеждение в том, что она с особой гордостью относилась к изданию своих трудов на русском языке и, следовательно, была бы рада памяти и достойной оценке ее вклада в развитие ботаники не только мировым сообществом, но и страной, где она родилась, выросла и получила биологическое образование.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ Д-РА KATHERINE ESAU

1930. Studies of the breedings of sugar beets for resistance to curly top // Hilgardia. Vol. 4. P. 417—441.

1933. Pathologic changes in the anatomy of leaves of the sugar beet, *Beta vulgaris* L., affected by curly top // Phytopathology. Vol. 23. P. 679—712.

1938. Ontogeny and structure of the phloem of tobacco // Hilgardia. Vol. 11. P. 343—424.

1941. Phloem anatomy of tobacco affected with curly top and mosaic // Hilgardia. Vol. 13. P. 437—490.

1943. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants // Botanical Review. Vol. 9. P. 125—206.

Vascular differentiation in the pea root // Hilgardia. Vol. 15. P. 299—324.

1946. Morphology of reproduction in guayule and certain other species of *Parthenium* // Hilgardia. Vol. 17. P. 61—120.

1948. Phloem structure in the grapevine, and its seasonal changes // Hilgardia. Vol. 18. P. 217—296.

1950. Development and structure of phloem tissue. II. // Botanical Review. Vol. 16. P. 67—114.

1953. Plant anatomy. New York: Wiley. 374 p.

1954. Primary vascular differentiation in plants // Biological Reviews. Vol. 29. P. 46—86.

1956. An anatomist's view of virus diseases // American Journal of Botany. Vol. 43. P. 739—748.

1957. Phloem degeneration in *Gramineae* affected by the barley yellow-dwarf virus // American Journal of Botany. Vol. 44. P. 245—251.

1960. Anatomy of seed plants. New York: Wiley. 490 p.

1961. Plants, viruses, and insects. Cambridge, MA: Harvard University Press. 144 p.

1965. Plant anatomy. 2d ed. New York: Wiley. 564 p.
Vascular differentiation in plants. New York: Holt, Rinehart & Winston. 245 p.

1967. Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function // Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 11. P. 219—233.
Relation of beet yellows virus to the phloem and to movement in the sieve tube // Journal of Cell Biology. Vol. 32. P. 71—87. (Совместно с J. Cronshaw и L. L. Hoefert).
Tubular and fibrillar components of mature and differentiating sieve elements // Journal of Cell Biology. Vol. 34. P. 801—815. (Совместно с J. Cronshaw).

1968. Viruses in plant hosts: form, distribution, and pathologic effects. The 1968 John Charles Walker Lectures, with a foreword by Glenn S. Pound. Madison, WI: University of Wisconsin Press. 226 p.

1969. The phloem: Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd 5. Teil 2. Histologie. Berlin; Stuttgart: Gebruder Borntraeger. 505 S.

1971. Composition and fine structure of minor veins in *Tetragonia* leaf // Protoplasma. Vol. 72. P. 237—253. (Совместно с L. L. Hoefert).

1972. Changes in the nuclear and the endoplasmic reticulum during differentiation of a sieve element in *Mimosa pudica* L. // Annals of Botany. Vol. 36. P. 763—810.
Cytology of sieve elements in minor veins of sugar beet leaves // New Phytologist. Vol. 71. P. 161—168.
Development of infection with beet western yellows virus in the sugarbeet // Virology. Vol. 48. P. 724—738. (Совместно с L. L. Hoefert).
Nucleus and endoplasmic reticulum in differentiating protophloem of *Nicotiana tabacum* // Journal of Ultrastructure Research. Vol. 41. P. 160—175. (Совместно с R. H. Gill).
Ultrastructure of sugarbeet leaves infected with beet western yellows virus // Journal of Ultrastructure Research. Vol. 40. P. 556—571. (Совместно с L. L. Hoefert).

1977. Anatomy of seed plants. 2d ed. New York: Wiley. 560 p.

1982. Nuclear crystalloids in sieve elements of species of *Echium (Boraginaceae)* // Journal of Cell Science. Vol. 54. P. 149—160. (Совместно с J. Thorsch.).

1985. Sieve plate pores and plasmodesmata, the communication channels of the symplast: ultrastructural aspects and developmental relations // American Journal of Botany. Special paper. Vol. 72. P. 1641—1653. (Совместно с J. Thorsch.).

1991. Distribution of vacuoles and some other organelles in dividing cells // Botanical Gasette. Vol. 152. P. 397—407. (Совместно с R. H. Gill).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 II 1998

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1998. VOL. 83. N 7) Page

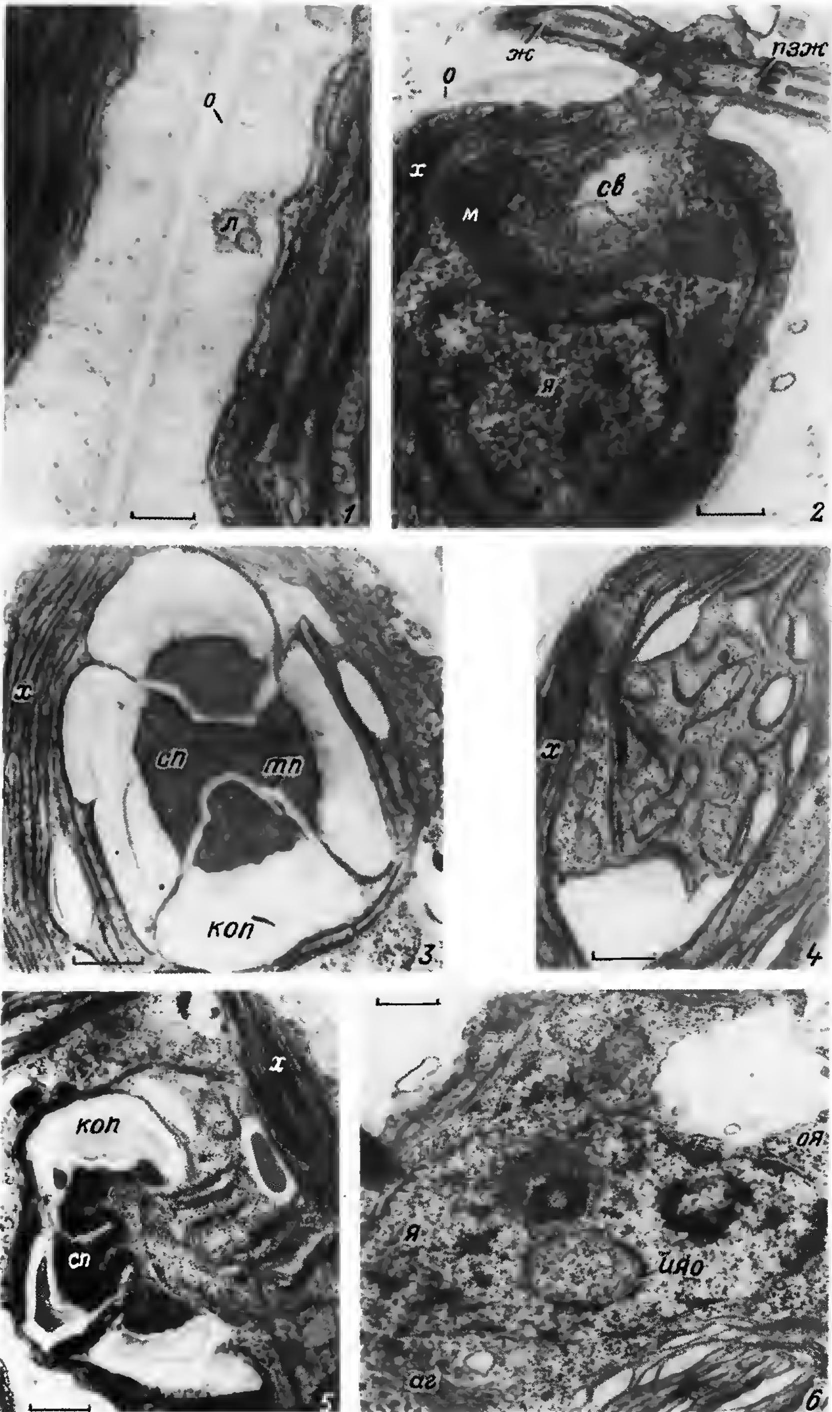


Таблица. Ультраструктура *Chlorococcum novae-angliae*.

1 — оболочка, *2* — зооспора, *3* — пиреноид, *4* — начальная стадия формирования пиреноида, *5* — завершающая стадия формирования пиреноида, *6* — ядро. *аг* — аппарат Гольджи, *ж* — жгутик, *иво* — инвагинация ядерной оболочки, *коп* — крахмальная обкладка пиреноида, *л* — ломасома, *м* — митохондрия, *о* — оболочка, *оя* — оболочка ядра, *пзж* — переходная зона жгутика, *св* — сократительная вакуоль, *сп* — строма пиреноида, *тп* — тилакоиды пиреноида, *х* — хлоропласт, *я* — ядро. Масштабные линейки: *1* — 0.16 мкм; *2* — 0.5 мкм; *3*—*5* — 0.6 мкм; *6* — 0.4 мкм.

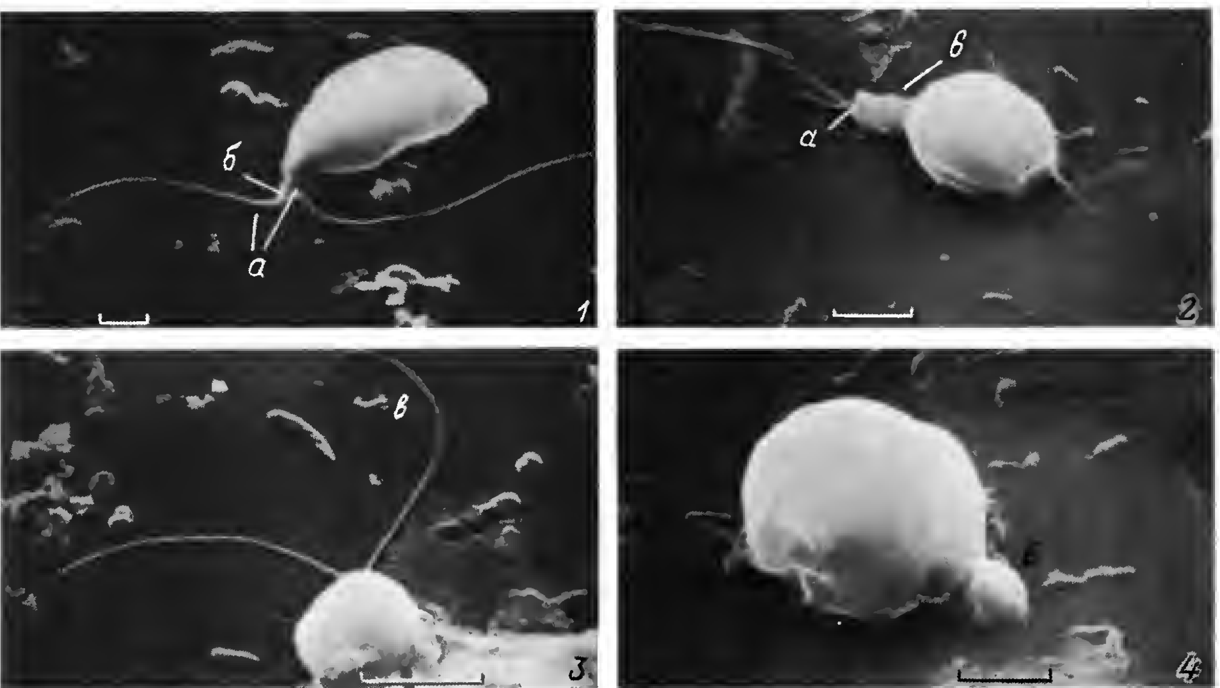
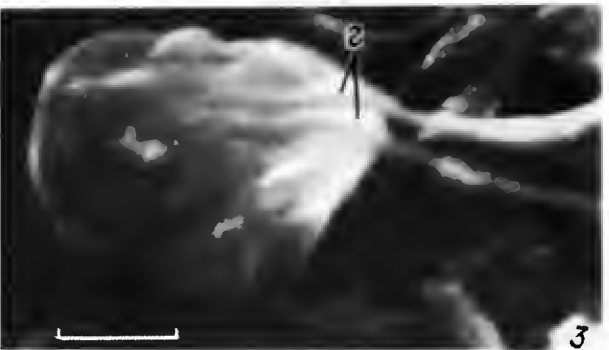


Таблица I. Зооспоры *Parietochloris alveolaris* (*1—4*).

а — место выхода жгутика из клетки, *б* — папилла, *в* — истончение жгутика. Масштабные линейки: *1—4* — 1 мкм.





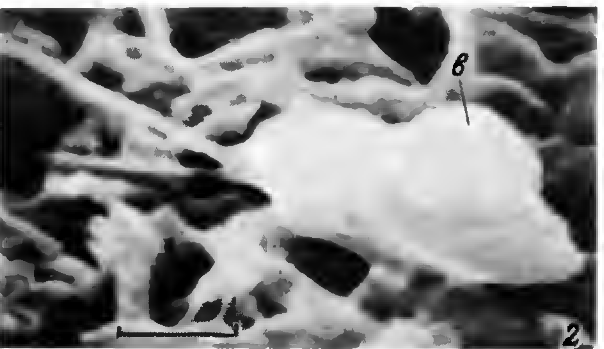
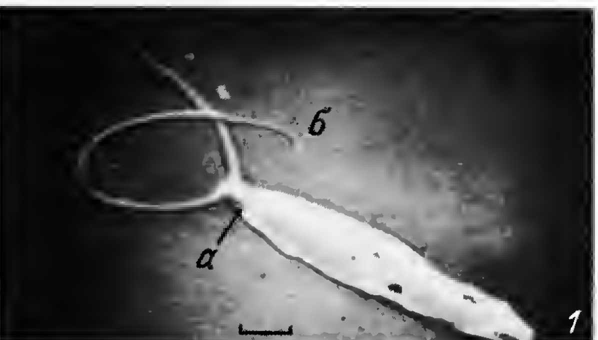


Таблица II. Зооспоры *Bracteacoccus minor* (*1—3*).

а — сократительная вакуоль, *б* — истончение жгутика, *в* — вырост, *г* — аксонема под мембраной. Масштабные линейки: *1—3* — 1 мкм.



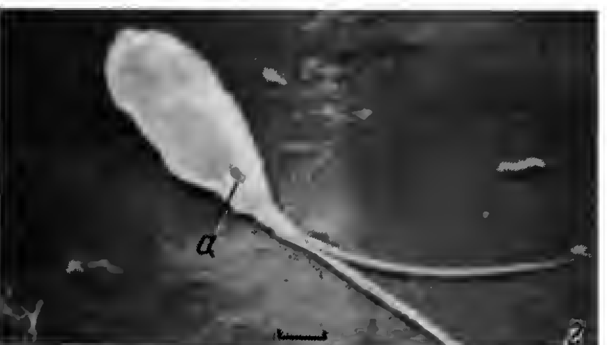




Таблица III. Зооспоры *Spongiochloris typica* (*1—3*).

а — сократительная вакуоль, *б* — истончение жгутика, *в* — базальные тела. Масштабные линейки: *1—3* — 1 мкм.

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1998. Т. 83. № 7) Стр.